Biol

HANDBUCH DER ZOOLOGIE

EINE NATURGESCHICHTE DER
STÄMME DES TIERREICHES

GEGRÜNDET VON

DR. WILLY KÜKENTHAL

GEHEIMEM REGIERUNGSRAT
WEILAND O. Ö. PROF. AN DER UNIVERSITÄT BERLIN

UNTER MITARBEIT
ZAHLREICHER FACHGELEHRTEN

HERAUSGEGEBEN VON

DR. THILO KRUMBACH

(INSTITUT UND MUSEUM FÜR MEERESKUNDE DER UNIVERSITÄT
BERLIN NW 7)

DRITTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Chelicerata – Pantopoda – Onychophora
Vermes Oligomera

Bearbeitet von

Dr. Max Beier in Wien, Dr. Birger Bergersen in Oslo, Dr. Hjalmar Broch in Oslo (Norwegen), Prof. Dr. Carl J. Cori in Prag, Prof. Dr. Ulrich Gerhardt in Halle a. d. Saale, Prof. Dr. Hermann Helfer in Berlin, Dr. Johann-Gerhard Helmcke in Berlin, Prof. Dr. C. J. van der Horst in Johannesburg (Südafrika), Dr. Alfred Kästner in Stettin, Prof. Dr. Thilo Krumbach in Berlin, Dr. Hermann Grafen Vitzthum in Berlin und Oberregierungsrat Dr. Friedrich Zacher in Berlin

ZEHNTE LIEFERUNG

Teil (5) Bogen 1 bis 8

Dieser Band wird in 9 Teilen erscheinen, die unabhängig von der endgültig beabsichtigten Reihenfolge ausgegeben werden

Abgeschlossen am 1. Mai 1937



BERLIN UND LEIPZIG 1937
WALTER DE GRUYTER & CO.
VORMALS G. J. GÖSCHENSCHE VERLAGSHANDLUNG - J. GUTTENTAG, VERLAGSBUCHHANDLUNG - GEORG REIMER - KARL J. TRÜBNER - VEIT & COMP.

Bisher sind erschienen:

ERSTER BAND

Protozoa – Porifera – Coelenterata – Mesozoa

1925. Quart. Mit 868 Figuren. XIV, 1060 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 65.—, in Halbleder gebunden Rm. 75.—

ZWEITER BAND · ERSTE HÄLFTE

Vermes Amera:

Plathelminthes: Turbellaria · Trematoda · Cestoidea · Nemertini.

Nemathelminthes: Rotatoria · Gastrotricha · Kinorhyncha · Nematodes · Nematomorpha · Acanthocephala.

Kamptozoa (Bryozoa entoprocta).

1933. Quart. Mit 1417 Figuren. XIII, 1392 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 159.—, in Halbleder gebunden Rm. 169.—

ZWEITER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Vermes Polymera:

Archiannelida · Polychaeta · Clitellata

Priapulida – Sipunculida – Echiurida

1934. Quart. Mit 806 Figuren. XX, 874 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 109.—, in Halbleder gebunden Rm. 119.—

DRITTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Tardigrada – Pentastomida – Myzostomida
Arthropoda: Allgemeines – Crustacea

1927. Quart. Mit 1172 Abbildungen. XVI, 1156 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 127.—, in Halbleder geb. Rm. 137.—

DRITTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Chelicerata – Pantopoda – Onychophora – Vermes Oligomera

1. Lieferung:	Teil (3)	Bogen 1–10	(S. 1–160).	1931.	Subskriptionspreis Rm. 20.—
2. Lieferung:	Teil (8)	Bogen 1– 2	(S. 1– 32).	1932.	
	Teil (9)	Bogen 1– 3	(S. 1– 48).	1932.	Subskriptionspreis Rm. 10.—
3. Lieferung:	Teil (1)	Bogen 1– 2	(S. 1– 32).	1932.	
	Teil (4)	Bogen 1– 4	(S. 1– 64).	1932.	Subskriptionspreis Rm. 12.—
4. Lieferung:	Teil (2)	Bogen 1– 6	(S. 1– 96).	1932.	Subskriptionspreis Rm. 12.—
5. Lieferung:	Teil (2)	Bogen 7–12	(S. 97–192).	1932.	Subskriptionspreis Rm. 12.—
6. Lieferung:	Teil (4)	Bogen 5– 9	(S. 65–138) und		
	Teil (5)		(S. 1– 6).	1933.	Subskriptionspreis Rm. 10.—
7. Lieferung:	Teil (2)	Bogen 13–18	(S. 193–288).	1933.	Subskriptionspreis Rm. 12.—
8. Lieferung:	Teil (1)	Bogen 3– 6	(S. 33– 96).	1935.	Subskriptionspreis Rm. 8.—
9. Lieferung:	Teil (2)	Bogen 19–24	(S. 289–384).	1935.	Subskriptionspreis Rm. 12.—
10. Lieferung:	Teil (5)	Bogen 1– 8	(S. 7–134).	1936.	Subskriptionspreis Rm. 18.—

METAZOA

(PARAZOA + EUMETAZOA)

PLEROMATA + COELENTERIA * COELENTERATA + ECTEROCOELIA + ENTEROCOELIA * PROTOSTOMIA (= GASTRAEADA + NEOPROCTA) + DEUTEROSTOMIA (= MESENCHYMATA + COELOMATA) * MODIFIZIERTE GASTRULATIERE + MODIFIZIERTE TROCHOPHORATIERE + MODIFIZIERTE CHORDATIERE

EUMETAZOA

(RADIATA + BILATERIA)

ENTEROCOELA + COELOMOCOELA * PROTAXONIA + HETERAXONIA

BILATERIA

(VERMES + ARTHROPODA + MOLLUSCA + ECHINODERMA + CHORDATA)

HETERAXONIA * CENTROPLANA * BILATERATA * BILATERALIA HYPOGASTRICA + BILATERALIA PLEUROGASTRICA * SPHENOTA * ZEUGITA * ZYGOMORPHA * ZYGOPLEURA * DIPLEURA * PLEROCOELIA + ENTEROCOELIA * ECTEROCOELIA + ENTEROCOELIA * PROTOSTOMIA + DEUTEROSTOMIA * ZYGONEURA + DIPLEURIDIA + CHORDONIA * SCOLIGENA + AMBULACRALIA + CHORDONIA * COELOMOCOELA * COELOMATA (PARTIM ?)

Dritter Stamm der Eumetazoa
Erster Stamm der Bilateria
VERMES

(AMERA + POLYMERA + OLIGOMERA)

Linnaeus 1766 CLASSIS 6, **VERMES** = (ORDNUNG) INTESTINA + MOLLUSCA + TESTACEA + LITHOPHYTA + ZOOPHYTA. * G. R. Treviranus 1802 **ERSTES REICH: THIERE** = ZWEITE HAUPT-CLASSE [THIERE MIT WEISSEM BLUTE, INNEREM, ABER UNARTIKULIERTEM ODER ÄUSSEREM, ABER ARTIKULIERTEM SKELETT]: VIERTE CLASSE WÜRMER: ORDNUNGEN 1. RÖHRENWÜRMER, SERPULAE (*DENTALIUM, TEREBELLA, SERPULA*) + 2. APHRODITEN (*AMPHINEME, APHRODITE, NEREIS*) + 3. NAIDEN (*NAIS, LUMBRICUS, SIPUNCULUS, HIRUDO, PLANARIA, GORDIUS*) + 4. EINGEWEIDEWÜRMER, INTESTINALES (*FILARIA, ASCARIS, HAERUCA, SCOLEX, TRICUSPIDARIA, ECHINOCOCCUS*) -:- **ZWEITES REICH ZOOPHYTEN** = ERSTE HAUPT-CLASSE THIERPFLANZEN, ZOOPHYTA: 2. ORDNUNG ACTINIEN (*CRISTATELLA, BRACHIONUS*), 4. ORDNUNG CORALLIA (*CELLULARIA, ESCHARA*). * Lamarck 1809 **WÜRMER -:- RINGELWÜRMER -:- WEICHTHIERE** Z.T. * Schweigger 1811 **THIERE MIT GESCHLOSSENEM KREISLAUF OHNE LUNGEN** = FISCHE + MOLLUSKEN + ANNELIDEN + CRUSTACEEN -:- **THIERE OHNE GESCHLOSSENEN KREISLAUF** (WASSERATHMUNG) = STRAHLTHIERE + MEDUSEN + EINGEWEIDEWÜRMER + ZOOPHYTEN. * Lamarck 1815 **INVERTEBRATA** = I. APATHETIC ANIMALS = CLASS 1 INFUSORIA + CLASS 2 POLYPI = ORDNUNG CILIATI (ROTIFERA) + VAGINATI (ANTHOZOA, BRYOZOA) + CLASS 3 RADIARIA + CLASS 4 TUNICATA + CLASS 5 VERMES = ORDNUNG MOLLES + RIGIDULI (ENTOZOA, *GORDIUS*) + HISPIDULI (*NAIS*) + EPIZOARIAE -:- II. SENSITIVE ANIMALS = CLASS 6 INSECTS + CLASS 7 ARACHNIDS + CLASS 8 CRUSTACEA + CLASS 9 ANNELIDS = ORDNUNG APODA + ANTENNATA + SEDENTARIA) + CLASS 10 CIRRIPEDES + CLASS 11 CONCHIFERA + CLASS 12 MOLLUSCS. * Carl Gustav Carus 1818 **THIERE OHNE GEHIRN UND RÜCKENMARK UND OHNE WIRBELSÄULE** = 1. KLASSE PFLANZENTHIERE ZOOPHYTA (ORDNUNG 1, INFUSIONSTHIERE *ROTIFER* + 3, CORALLEN UND SCHWÄMME: *FLOSCULARIA* + 5, ECHINODERMEN *SIPUNCULUS*) + 2. KLASSE WEICHTHIERE MOLLUSCA (ORDNUNG 1, ACEPHALEN *LINGULA, TEREBRATULA*) + 3. KLASSE

GLIEDERTHIERE ARTICULATA (ORDNUNG 1, WÜRMER: UNTERORDNUNG 1, ENTOZOEN EINGEWEIDEWÜRMER: *HYDATIGENA* [*LIGULA*], *TAENIA*, *ASCARIS* + UNTERORDNUNG 2, FÜR SICH LEBENDE WÜRMER, ABTHEILUNG 1, ENDOBRANCHEN: *GORDIUS*, *PLANARIA*, *FASCIOLA*, *HIRUDO*, *THALLASSEMA*, *LUMBRICUS*, *NAIS*, ABTHEILUNG 2, BRANCHODELEN: *AMPHITRITA*, *SERPULA*, *NEREIS*, *TEREBELLA*, *APHRODITA*). * Gotthelf Fischer (von Waldheim) 1820 **NAMATOPHORA** = I. BRANCHIOPNUNTA; QUAE BRANCHIIS RESPIRANT: 5. ANNULATA, ANNELIDES CUV. LAM. (TUBICOLAE, DORSIBRANCHIATA, CRYPTOPNUNTA) -:- III. STIGMATOPNUNTA; FORAMINIBUS IMPRESSIS MARGINATIS, IN TRACHEAS HIANTIBUS, RESPIRANTIA: 8. INSECTA + 9. ENTHELMINTHA (VIENNENSIUM; ENTOZOA RUDOLPHI) -:- IV. SIPHONOPNUNTA; TUBULIS RESPIRANTIA: 10. RADIATA LAM. (B.) APODA (*PRIAPULUS* LAM., *SIPHUNCULUS* GMEL.). * Schweigger 1820 **WIRBELLOSE THIERE** = CLASSIS I ZOOPHYTA: DIVISIO A ZOOPHYTA MONOHYLA, MONOHYLA ROTATORIA UND BRACHIATA (*CELLEPORA*) + DIVISIO B ZOOPHYTA HETEROHYLA (*PLUMATELLA*) -:- CLASSIS II ENTOZOA: DIVISIO A ENTOZOA CYSTICA + DIVISIO B ENTOZOA CESTOIDEA + DIVISIO C ENTOZOA TREMATODA + DIVISIO D ENTOZOA ACANTHOCEPHALA + DIVISIO E ENTOZOA NEMATOIDEA -:- CLASSIS IV RADIATA: (*SIPUNCULUS*) -:- CLASSIS V ANNULATA, ANNELIDEN: 1. ANNULATA BRANCHIIS NULLIS (*NAIS*, *GORDIUS*, *LUMBRICUS*, *HIRUDO*, *PLANARIA*) + 2. ANNULATA BRANCHIIS DISTINCTIS (*ARENICOLA*, *APHRODITA*, *SERPULA*) -:- CLASSIS VII MOLLUSCA: ORDO I MOLLUSCA BRACHIOPODA CUVIER. * de Blainville 1822 **1. UNTERREICH ARTIOMORPHA, ARTIOZOARIA** = 2. TYPE ENTOMOZOARIA, ARTICULATA = CLASSIS 12 CHAETOPODA (ANNELIDES) + CLASSIS 13 APODA (*HIRUDO*, *CESTOIDEA*, *ASCARIS*) + 4. TYPE MALACOZOARIA, MOLLUSCA = CLASSIS 17 ACEPHALOPHORA PALLIOBRANCHIA (BRACHIOPODA) -:- **2. UNTERREICH ACTINOMORPHA, ACTINOZOARIA** = CLASSIS 18 ANNELIDARIA GASTROPHYSARIA (*SIPUNCULUS*) + CLASSIS 22 POLYPIARIA ([ANTHOZOA UND] BRYOZOA). * Georges Cuvier 1829 2. GRANDE DIVISION DU RÈGNE ANIMAL. **ANIMAUX MOLLUSQUES, ANIMALIA MOLLUSCA** = 6 CLASSES, DAVON HIERHER 5. BRACHIOPODES -:- 3. GRANDE DIVISION. **ANIMAUX ARTICULÉS, ANIMALIA ARTICULATA** = 4 CLASSES: 1. ANNÉLIDES LAMARCK, OU VERS À SANG ROUGE CUVIER + 2. CRUSTACÉS + 3. ARACHNIDES + 4. INSECTES -:- 4. GRANDE DIVISION **ANIMAUX RAYONNÉS, ZOOPHYTES** = 5 CLASSES, DAVON HIERHER 2. INTESTINAUX, ENTOZOA RUDOLPHI. * Eichwald 1829 **THEROZOA** PARTIM: BRACHIOPODEN -:- **GRAMMOZOA**, LINIENTHIERE = RINGELWÜRMER UND EINGEWEIDEWÜRMER. * Arend Friedrich Aug. Wiegmann und Johann Friedrich Ruthe 1832 **ANIMALIA ARTICULATA** . . . ***8. KLASSE ANNULATA, GLIEDERWÜRMER*** = 1. ORDN. CHAETOPODA + 2. ORDN. APODA + 3. ORDN. TURBELLARIA (1 + 2 SIND ARTHRODEA, ROTHWÜRMER, 3 ANARTHRA, WEISSWÜRMER). HIERHER NOCH ALS ANHANG DIE RÄDERTHIERE, *ROTATORIA*. — ***9. KLASSE MOLLUSCA, WEICHTHIERE*** = 6. DER 8 ORDNUNGEN BRACHIOPODA. — ***11. KLASSE ENTOZOA, EINGEWEIDEWÜRMER*** = 1. ORDNUNG NEMATOIDEA + 2. ORDNUNG ACANTHOCEPHALA + 3. ORDNUNG TREMATODA + 4. ORDNUNG CESTOIDEA + 5. ORDNUNG CYSTICA . . . ***14. KLASSE POLYPI, POLYPEN*** (13. FAMILIE *ALCYONELLINA ODER BRYOZOA* EHRB. MIT *ALCYONELLA* LAM. UND *FLUSTRA* L.). * Ehrenberg 1836 **GANGLIONEURA A.** = **SPHYGMOZOA, CORDATA** = III. ARTICULATA = CLASSIS 8 ANNULATA (ANNELIDEN) + CLASSIS 9 SOMATOTOMA (NAIDINA) -:- IV. MOLLUSCA = CLASSIS 14 BRACHIOPODA -:- **GANGLIONEURA B.** = **ASPHYCTA VASCULOSA** = V. TUBULATA = CLASSIS 17 BRYOZOA + CLASSIS 19 TURBELLARIA (*RHABDOCOELA*) + CLASSIS 20 NEMATOIDEA (*ENTOZOA*, *GORDIUS*, *ANGUILLULA*) + CLASSIS 21 ROTATORIA + CLASSIS 22 ECHINOIDEA (*SIPUNCULUS*) -:- VI. RACEMIFERA = CLASSIS 26 TREMATODEA (*CERCARIA*) + CLASSIS 27 COMPLANATA (*DENDROCOELA*, *PLANARIA*). * Perty 1841 **SUBREGNUM 1: GASTROZOA BAUCHTHIERE** = CLASSIS 2 INFUSORIA (ORDO 2 ROTATORIA) + CLASSIS 3 PHYLOZOA ODER POLYPI (SUBCLASSIS 2 BRYOZOA SCLEROPODIA, THALLOPODIA) + CLASSIS 6 MOLLUSCA (ORDO 3 BRACHIOPODA) -:- **SUBREGNUM 2: THORACOZOA BRUSTTHIERE** = CLASSIS 7 VERMES ODER WÜRMER (ORDO 1 APODES (CYSTICI, CESTOIDEI, ACANTHOCEPHALI, TREMATODES, BDELLEI, ONCHOCEPHALI, TURBELLARII, SIPUNCULINI, NEMATOIDEI) + ORDO 2 CHAETOPODES (LUMBRICINI, SOMATOTOMI, TUBICOLAE, DORSIBRANCHII). * Burmeister 1843 TYP 1 **IRREGULARE THIERE** = CLASSIS 1 INFUSORIA -:- TYP 2 **REGULÄRE THIERE** = CLASSIS 2 POLYPINA (ORDNUNG: BRYOZOA, ANTHOZOA) -:- TYP 3 **SYMMETRISCHE THIERE** = CLASSIS 4 MOLLUSCA (ORDNUNG: BRACHIOPODA) -:- [SUBTYP ARTHROZOA] = CLASSIS 5 VERMES (ORDNUNG: HELMINTHES, TREMATODES, ANNULATI). * Fitzinger 1843 **PROVINCIA EVERTEBRATA** = A. GRADUS EVOLUTIONIS SYSTEMATUM PHYSIOLOGICORUM VEGETATIVORUM: 1. CIRCULUS **GASTROZOA** = (CLASSIS 1 INFUSORIA + CLASSIS 2 ZOOPHYTA + CLASSIS 3 ACALEPHAE) -:- 2. CIRCULUS **PHYSIOZOA** = (CLASSIS 4 VERMES + CLASSIS 5 RADIATA + CLASSIS 6 ANNULATA) -:- B. GRADUS EVOLUTIONIS SYSTEMATUM PHYSIOLOGICORUM ANIMALIUM: 3. CIRCULUS **DERMATOZOA** = (CLASSIS 7 ACEPHALA + CLASSIS 8 CEPHALOPODA + CLASSIS 9 MOLLUSCA) -:- 4. CIRCULUS **ARTHROZOA** = (CLASSIS 10 CRUSTACEA + CLASSIS 11 ARACHNOIDEA + CLASSIS 12 INSECTA). * C. Th. v. Siebold 1848 **ANIMALIA EVERTEBRATA** = ZWEITE HAUPTGRUPPE **ZOOPHYTA** = 3. KLASSE POLYPI (1. ORDNUNG ANTHOZOA + 2. ORDNUNG BRYOZOA) + 5. KLASSE ECHINODERMATA (5. ORDNUNG SIPUNCULOÏDEA: SIPUNCULIDAE, ECHIURIDAE) -:- DRITTE HAUPTGRUPPE **VERMES** = 6. KLASSE HELMINTHES + 7. KLASSE TURBELLARII + 8. KLASSE ROTATORII + 9. KLASSE ANNULATI -:- VIERTE HAUPTGRUPPE **MOLLUSCA** = 10. KLASSE ACEPHALA (2. ORDNUNG BRACHIOPODA) + 11. KLASSE CEPHALOPHORA (1. ORDNUNG PTEROPODA; 1. FAMILIE SAGITTINA. * Leuckart 1848 **VERMES** = CLASSIS ANENTERATI (ORDNUNG CESTODES, ACANTHOCEPHALI) + CLASSIS APODES (ORDNUNG NEMERTINI, TURBELLARII, TREMATODES, HIRUDINEI) + CLASSIS CILIATI (ORDNUNG BRYOZOA, ROTIFERA) + CLASSIS ANNELIDES (ORDNUNG NEMATODES, LUMBRICINI, BRANCHIATI). * Diesing 1850 **HELMINTHA** = SUBCLASSIS I. ACHAETHELMINTHA (ORDO PROTHELMINTHA + TURBELLARÏEA + MYZELMINTHA + CEPHALOCOTYLEA + RHYNGODEA + NEMATOIDEA) -:- SUBCLASSIS II. CHAETHELMINTHA. * H. Milne Edwards 1855 II. **ENTOMOZOARIA ODER ANNELLATA** = SUB-BRANCH ARTHROPODA + SUB-BRANCH VERMES (CLASSIS ANNELIDES + HELMINTHS + TURBELLARIA + CESTOIDEA + ROTATORIA) -:- III. **MALACOZOARIA ODER MOLLUSCA** = SUB-BRANCH MOLLUSCA PROPER + SUB-BRANCH MOLLUSCOIDS (CLASSIS BRYOZOA) -:- IV. **ZOOPHYTES ODER RADIARIA.** * Owen 1855 **SUBPROVINCE INFUSORIA:** ***CLASS ROTIFERA*** (MONOTROCHA, SCHIZOTROCHA, POLYTROCHA, ZYGOTROCHA) -:- **SUBPROVINCE ENTOZOA:** ***CLASS STERELMINTHA*** = ORDER TAENIOIDEA

(CYSTICA, SCOLECIDAE, LIGULIDAE, CESTOIDEA) + ORDER TREMATODA (PENDULARIA, TURBELLARIA) + ORDER ACANTHOCEPHALA — ***CLASS COELELMINTHA*** = ORDER GORDIACEA + ORDER NEMATODEA + ORDER ONCHOPHORA (*LINGUATULA*) -:- **SUB-PROVINCE RADIARIA:** . . . ***CLASS BRYOZOA*** . . . ***CLASS ECHINODERMATA*** = . . . ORDER SIPUNCULOIDEA (SIPUNCULIDAE, ECHIURIDAE) . . . **PROVINCE ARTICULATA, HOMOGANGLIATA** = CLASSIS ANNULATA (ORDNUNG SUCTORIA, TERRICOLA, ERRANTIA, TUBICOLA) -:- **PROVINCE MOLLUSCA, HETEROGANGLIATA** = CLASSIS BRACHIOPODA * H. G. Bronn 1858 **KREIS ENTOMOZOA, KERBTHIERE** = ENTOZOEN + GLATTWÜRMER + RINGELWÜRMER + KRUSTER MIT ANHANG ROTATORIA + MYRIOPODEN + ARACHNOIDEEN + HEXAPODEN -:- **KREIS MALACOZOA, WEICHTHIERE** DARIN BRYOZOEN + BRACHIOPODEN ODER PALLIOBRANCHIER. * Leunis 1860 **KREIS ARTHROZOA ODER ARTICULATA ODER ENTOMOZOA** = KLASSE 8 VERMES WÜRMER ANNULATA ET ENTOZOA (ORDNUNG 1 ANULATA MIT DEN FAMILIEN ANTENNATA, TUBICOLAE, TERRICOLAE UND APODA, 2 TURBELLARIA MIT DEN FAMILIEN NEMERTINA UND PLANARIAE, 3 HELMINTHA ODER ENTOZOA MIT DEN FAMILIEN NEMATOIDEA, TREMATODA UND CESTOIDEA), 4 ROTATORIA MIT DEN FAMILIEN MONOTROCHA, SCHIZOTROCHA, ZYGOTROCHA UND POLYTROCHA -:- **KREIS GASTEROZOA ODER MYXOZOA** = KLASSE 9 MOLLUSCA + KLASSE 10 RADIATA ODER ACTINOZOA + KLASSE 11 POLYPI ODER CORALLIA ODER ZOOPHYTA = UNTERKLASSE A BLUMENPOLYPEN ODER EINMÜNDIGE KORALLENTHIERE, ANTHOZOA + UNTERKLASSE B MOOSPOLYPEN ODER DOPPELMÜNDIGE KORALLENTHIERE BRYOZOA (FAMILIEN ALCYONELLINA, TUBULIPORINA, FLUSTRACEA). * A. de Quatrefages 1865 **VERS ANNELÉS PROPREMENT DITS** = SÉRIE DIOÏQUES = ANNÉLIDES + ROTATEURS + GÉPHYRIENS(?) + MALOCOBDELLES + MIOCOELÉS + NÉMATOÏDES -:- SÉRIE MONOÏQUES = ERYTHRÈMES + BDELLES + TURBELLARIÉS + CESTOÏDES. * George Johnston 1865 **HELMINTHA OR WORMS** = ORDERS TURBELLARIA + BDELLOMORPHA + BDELLIDEA + SCOLICES + GYMNOCOPA + ANNELIDES. * Burmeister (Giebel) 1867 **WASSERGLIEDERTHIERE:** WÜRMER, VERMES (CLASSIS) = ORDNUNG HELMINTHES + TREMATODES + ANNULATI. * Thomas H. Huxley 1875 **METAZOA GASTREAE** = 2. MONOSTOMATA (1) ***ARCHAEOSTOMATA*** = SCOLECIMORPHA (ROTIFERA; NEMATOIDEA; TURBELLARIA; TREMATODA; HIRUDINEA; OLIGOCHAETA) + [COELENTERATA] -:- (2) ***DEUTEROSTOMATA*** = SCHIZOCOELA (ANNELIDA POLYCHAETA; [ARTHROPODA]; GEPHYREA?) + ENTEROCOELA (BRACHIOPODA; POLYZOA?; [MOLLUSCA]; ENTEROPNEUSTA; CHAETOGNATHA; [ECHINODERMATA]) -:- **METAZOA AGASTREAE** (PROVISIONALLY) = CESTOIDEA + ACANTHOCEPHALA. * E. Ray Lankester 1877 **GRADE ENTEROZOA COELOMATA (TRIPLOBLASTICA)** = PHYLUM 1 ECHINODERMA (BRANCH AMBULACRATA + TENTACULATA); — PHYLUM 2 PLATYELMIA (BRANCH CILIATA + SUCTORIA); — PHYLUM 3 APPENDICULATA (BRANCH CHAETOPODA + ROTIFERA + GNATHOPODA); — PHYLUM 4 GEPHYREA; — PHYLUM 6 ENTEROPNEUSTA; — PHYLUM 8 NEMATOIDEA; — PHYLUM 9 CHAETOGNATHA -:- UNSICHER IST DIE STELLUNG VON GASTROTRICHA (*CHAETONOTUS* UND SO WEITER), *DESMOSCOLEX*, *ECHINODERES*, DEN *DICYEMIDS* UND *ECHINORHYNCHUS*. * Clarke 1879 **INVERTEBRATE:** ALWAYS BILATERAL; TERTIARY FORMS, ANARTHROPODAL = *ANNULOSE DIVISION* (*OR RACE OF THE SPONGIDA*): ANNELIDA: REIHE NOTODELPHIA, DIDELPHIA: SAGITTIDA + BALANOGLOSSIDA + PHORONIDA; REIHE PRODELPHIA, DIDELPHIA: POLYCHAETA + OLIGOCHAETA + GEPHYREA + MYZOSTOMATA + ? BALANOGLOSSIDA; REIHE PRODELPHIA, MONODELPHIA: HIRUDINEA + TREMATODA + TURBELLARIA + CESTOIDEA + ACANTHOCEPHALA + NEMATOIDEA + ROTIFERA -:- **INVERTEBRATE:** ALWAYS BILATERAL; TERTIARY FORMS = *VERTEBRATE DIVISION* (*OR RACE OF THE POLYZOA*): MOLLUSCOIDA: REIHE NOTODELPHIA, MONODELPHIA: PYLOZOA (LOPHOPODA, INFUNDIBULATA) + MOLLUSCA PROPER, ACEPHALOUS: REIHE PRODELPHIA, DIDELPHIA, BRACHIOPODA. * Carl Claus 1880 ***VERMES, WÜRMER:*** I. CLASSE **PLATHELMINTHES PLATODES** PLATTWÜRMER = 1. ORDNUNG CESTODES BANDWÜRMER + 2. ORDNUNG TREMATODES SAUGWÜRMER + 3. ORDNUNG TURBELLARIA STRUDELWÜRMER + 4. ORDNUNG NEMERTINI, RHYNCHOCOELA SCHNURWÜRMER. — II. CLASSE **NEMATHELMINTHES** RUNDWÜRMER = 1. ORDNUNG NEMATODES FADENWÜRMER + 2. ORDNUNG ACANTHOCEPHALA KRATZER. — III. CLASSE **ROTATORIA** RÄDERTHIERE MIT ANHANG ECHINODERIDEN UND GASTROTRICHA. — IV. CLASSE **GEPHYREI SIPUNCULACEA,** STERNWÜRMER = 1. ORDNUNG GEPHYREI INERMES + 2. ORDNUNG GEPHYREI CHAETIFERI. — V. CLASSE **ANNELIDES** GLIEDERWÜRMER = 1. ORDNUNG HIRUDINEI, DISCOPHORI + 2. ORDNUNG CHAETOPODES + 3. ORDNUNG OLIGOCHAETA + 4. ORDNUNG POLYCHAETA. — ALS REPRÄSENTANT EINER BESONDEREN WURMCLASSE **ENTEROPNEUSTA** GEGENBAUR KANN DIE GATTUNG *BALANOGLOSSUS* BETRACHTET WERDEN * Carl Claus 1882 ***MOLLUSCOIDEA:*** I. CLASSE **BRYOZOA, POLYZOA,** MOOSTHIERCHEN = 1. UNTERCLASSE ENTOPROCTA + 2. UNTERCLASSE ECTOPROCTA (1. ORDNUNG GYMNOLAEMATA, STELMATOPODA + 2. ORDNUNG PHYLACTOLAEMATA, LOPHOPODA) + 3. UNTERCLASSE PTEROBRANCHIA (*RHABDOPLEURIDAE*). — II. CLASSE **BRACHIOPODA,** ARMFÜSSER = 1. ORDNUNG ECARDINES + 2. ORDNUNG TESTICARDINES. * Vogt und Yung 1885 **KREIS DER WÜRMER** = 5 CLASSEN: PLATODEN + NEMATELMEN + ROTIFEREN + GEPHYREEN + ANNELIDEN; DAZU ABIRRENDE FORMEN WIE *DERMOSCOLECIDEN*, *CHAETOSOMIDEN*, *CHAETOGNATHEN*, *ACANTHOCEPHALEN*, *ECHINODEREN*, *GASTROTRICHEN*, *BALANOGLOSSEN*, *MYZOSTOMEN*. * Ludwig 1886 **VIERTER KREIS: MOLLUSCOIDEA** = 1. KLASSE BRACHIOPODA + 2. KLASSE BRYOZOA (PTEROBRANCHIA, ECTOPROCTA, ENTOPROCTA) -:- **SECHSTER KREIS VERMES** = 1. KLASSE ANNELIDA (CHAETOPODA, HIRUDINEA) + 2. KLASSE GEPHYREA + 3. KLASSE NEMATHELMINTHES + 4. KLASSE ROTATORIA + 5. KLASSE PLATHELMINTHES -:- **ANHANG** ZUM KREISE DER WÜRMER (*BALANOGLOSSUS*). * Charles S. Minot 1886? **BRANCH 5 VERMES** = CLASS 1 PLATHELMINTHIA (SUB-CLASS 1 TURBELLARIA: ORDERS DENDROCOELA RHABDOCOELA + SUB-CLASS 2 TREMATODA: MIT DER GROUP DICYEMIDAE + SUB-CLASS 3 CESTODA) + CLASS 2 ROTIFERA + CLASS 3 GASTROTRICHA + CLASS 4 NEMATODA + CLASS 5 ACANTHOCEPHALI + CLASS 6 CHAETOGNATHI + CLASS 7 NEMERTEA + CLASS 8 GEPHYREA + CLASS 9 ANNELIDA (SUB-CLASS 1 ARCHIANNELIDA + SUB CLASS 2 CHAETOPODA: ORDERS OLIGOCHAETA UND POLYCHAETA: SUBORDERS TUBICOLAE UND ERRANTIA + SUB-CLASS 3 ENTEROPNEUSTI + SUB-CLASS 4 DISCOPHORI) -:- **BRANCH 6 MOLLUSCOIDEA** = CLASS 1 POLYZOA + CLASS 2 BRACHIO-

PODA. * Claus 1887 **VERMES** = PLATYHELMINTHES + NEMATHELMINTHES MIT DEN CHAETOGNATHEN + ANNELIDES + ROTATORIA -:- **MOLLUSCOIDEA** BRYOZOA ENDOPROCTA UND ECTOPROCTA, BRACHIOPODA -:- **ECHINODERMATA ANHANG:** ENTEROPNEUSTA. * Hatschek 1888 **TYPUS ZYGONEURA** = SUBTYPUS AUTOSCOLECIDA ODER PROTONEPHRIDOZOA = CLADUS SCOLECIDA (CLASSIS PLATODES + ROTIFERA + ENDOPROCTA + NEMATODES + ACANTHOCEPHALI, MIT ANHANG NEMERTINI) -:- SUBTYPUS APOSCOLECIDA ODER METANEPHRIDOZOA = CLADUS ARTICULATA (CLASSIS ANNELIDA, MIT ANHANG SIPUNCULOIDEA UND CHAETOGNATHI + ONYCHOPHORA + [ARTHROPODA] + CLADUS TENTACULATA ODER MOLLUSCOIDEA (CLASSIS PHORONIDA; BRYOZOA ECTOPROCTA; BRACHIOPODA) + [CLADUS MOLLUSCA] -:- **TYPUS AMBULACRALIA** = [CLADUS ECHINODERMATA] + CLADUS ENTEROPNEUSTA. * Lang 1888 **KREIS ODER STAMM PLATHELMINTHES** = KLASSE 1 TURBELLARIA (ORDNUNG POLYCLADIDEA, TRICLADIDEA, RHABDOCOELIDEA) + KLASSE 2 TREMATODA (ORDNUNG ECTOPARASITICA, MONOGENETISCHE SAUGWÜRMER, ENDOPARASITICA, DIGENETISCHE SAUGWÜRMER) + KLASSE 3 CESTODA (ORDNUNG MONOZOA, POLYZOA) -:- **KREIS ODER STAMM VERMES, WÜRMER** = KLASSE 1 NEMERTINI RHYNCHOCOELA (ORDNUNG PALAEONEMERTINI, SCHIZONEMERTINI, HOPLONEMERTINI, MALACOBDELLINI) + KLASSE 2 NEMATHELMIA (ORDNUNG NEMATODES, ACANTHOCEPHALI) + KLASSE 3 ANNULATA (ORDNUNG HIRUDINEI, DISCOPHORI, MIT DEN UNTERORDNUNGEN RHYNCHOBDELLIDEN UND GNATHOBDELLIDEN, CHAETOPODA MIT DEN UNTERORDNUNGEN OLIGOCHAETA, POLYCHAETA UND ECHIURIDAE; MYZOSTOMIDA) + KLASSE 4 PROSOPYGII (ORDNUNG SIPUNCULACEA MIT DEN UNTERORDNUNGEN SIPUNCULIDAE UND PRIAPULIDEN, PHORONIDEA, BRYOZOA MIT DEN UNTERORDNUNGEN PTEROBRANCHIA, ECTOPROCTA UND ENTOPROCTA, BRACHIOPODA MIT DEN UNTERORDNUNGEN TESTICARDINES UND ECARDINES) + KLASSE 5 ROTATORIA; ANHANG: KLASSE CHAETOGNATHA; AUCH GASTROTRICHA -:- DIE ENTEROPNEUSTEN. ANHANG ZU DEN ENTEROPNEUSTEN: *CEPHALODISCUS UND RHABDOPLEURA.* * Wladimir Schimkewitsch (1890) 1891 **BILATERIA** A ***GASTRONEURA:*** α ACOELOMATA: 1. ANAEMARIA S. PLATHELMINTHES UND 2. HAEMATARIA S. NEMERTINI + β PSEUDOCOELOMATA: 1. NEMATHELMINTHES (*KINORHYNCHA, ECHINORHYNCHA, NEMATODES, NEMATOMORPHA*) UND 2. TRICHHELMINTHES: ASEGMENTATA (*ROTATORIA, GASTROTRICHA*), SEGMENTATA (*DINOPHILIDAE*), PARASITA (*ORTHONECTIDAE, DICYEMIDAE*) + γ EUCOELOMATA: 1. HELMINTHOZOA S. VERMES: INARTICULATA (*SIPUNCULOIDEA, PHORONIDA, BRYOZOA, RHABDOPLEURIDA*), TRIARTICULATA (*CHAETOGNATHA, BRACHIOPODA*), ARTICULATA (*CHAETOPODA, STELECHOPODA, ECHIURIDEA*) . . . D ***NOTONEURA:*** α ACHORDATA S. ENTEROPNEUSTA. * Paul Hallez 1893 **MÉTAZOAIRES DIPLOBLASTIQUES** AVEC MÉSENCHYME D'ORIGINE ECTODERMIQUE = [MASSIF: CNIDAIRES] + LACUNEUX: PLATODES -:- **MÉTAZOAIRES TRIPLOBLASTIQUES** AVEC MÉSENCHYME D'ORIGINE ENDODERMIQUE = ÉCHINODERMS + ENTEROPNEUSTES; SANS MÉSENCHYME OU AVEC MÉSENCHYME D'ORIGINE MÉSODERMIQUE: LARVE TROCHOSPHÈRES: VERS (POLYCLADES + MOLLUSQUES + AMPHINEURES + NÉMATODES + ROTIFÈRES + ANNÉLIDES SENSU LATIORE + BRACHIOPODES + BRYOZOAIRES). * Haeckel 1896 **PHYLON PLATODES PLATHELMINTHES** = CLASSIS 1 PLATODARIA ARCHELMINTHES (ORDO 1 ARCHICOELA, 2 PSEUDOCOELA) + CLASSIS 2 PLATODINIA PLATHELMINTHES (ORDO 1 TURBELLARIA, 2 TREMATODA, 3 CESTODA) -:- **PHYLON VERMALIA HELMINTHES** CLADOMA 1 ROTATORIA TROCHELMINTHES = CLASSIS 1 PROVERMALIA ARCHIPYGIA + CLASSIS 2 GASTROTRICHA ICHTHYDINA + CLASSIS 3 TROCHOZOA TROCHOPHORALIA + CLASSIS 4 ROTIFERA; — CLADOMA 2 STRONGYLARIA NEMATHELMINTHES = CLASSIS 5 ECHINOCEPHALA + CLASSIS 6 ACANTHOCEPHALA + CLASSIS 7 NEMATODA + CLASSIS 8 CHAETOGNATHA; — CLADOMA 3 PROSOPYGIA BRACHELMINTHES = CLASSIS 9 BRYOZOA POLYOZOA + CLASSIS 10 BRACHIOPODA SPIROBRANCHIA + CLASSIS 11 PHORONARIA PHORONIA + CLASSIS 12 SIPUNCULARIA GEPHYREA; — CLADOMA 4 FRONTONIA, RHYNCHELMINTHES = CLASSIS 13 NEMERTINA + CLASSIS 14 ENTEROPNEUSTA + CLASSIS 15 PROCHORDONIA -:- **PHYLON ARTICULATA ARTHROZOA ANNELIDA ET ARTHROPODA** = CLADOMA 1 ANNELIDA = CLASSIS 1 ARCHANNELIDA + CLASSIS 2 CHAETOPODA + CLASSIS 3 STELECHOPODA + CLASSIS 4 HIRUDINEA. * Harmer und Shipley 1896 PLATYHELMINTHES (TURBELLARIA, TREMATODA, CESTODA) + MESOZOA + NEMERTINEA (HOPLONEMERTEA, SCHIZONEMERTEA, PALAEONEMERTEA) + NEMATHELMINTHES (NEMATODA, NEMATOMORPHA, ACANTHOCEPHALA) + CHAETOGNATHA + ROTIFERA (FLOSCULARIACEA, MELICERTACEAE, BDELLOIDA, ASPLANCHNACEAE, SCIRTOPODA, PLOIMA, SEISONACEAE) + GASTROTRICHA + KINORHYNCHA + CHAETOPODA (ARCHANNELIDA, POLYCHAETA, MYZOSTOMARIA, OLIGOCHAETA) + HIRUDINEA (RHYNCHOBDELLAE, GNATHOBDELLAE) + GEPHYREA (SIPUNCULOIDEA, PRIAPULOIDEA, ECHIUROIDEA, EPITHETOSOMATOIDEA) + (PHORONIS) + POLYZOA (ENTOPROCTA, ECTOPROCTA). * Edmond Perrier 1897 **QUATRIÈME SÉRIE: CHITINOPHORES.** ***II. EMBRANCHEMENT NÉMATHELMINTHES*** = I. CLASSE: ECHINODÉRIDÉS, KINORHYNCHA + II. CLASSE: ACANTHOCÉPHALES + III. CLASSE: GORDIACÉS + IV. CLASSE: NÉMATOIDES (1. ORDRE: PARASITA, 2. ORDRE: VAGANTIA) + V. CLASSE: DESMOSCOLECIDÉS + VI. CLASSE: CHÉTOSOMATIDÉS + VII. CLASSE: CHÉTOGNATHES, CHAETHOGNATHA-:- **CINQUIÈME SÉRIE: NÉPHRIDIÉS: — I. LÉGION: TROCHOZOAIRES** — ***I. EMBRANCHEMENT: LOPHOSTOMÉS*** = I. CLASSE: ROTIFÈRES (1. ORDRE: PLOÏMA MIT DEN SOUS-ORDRES ALORICATA UND LORICATA, 2. ORDRE: SCIRTOPODA, 3. ORDRE: BDELLOIDA, 4. ORDRE: RHIZOTA) + II. CLASSE: BRYOZOAIRES, BRYOZOA, POLYZOA MIT DEREN SOUS-CLASSE HOLOBRANCHIA UND DEREN I. LÉGION: ENTOPROCTA (ORDRE PEDICELLINA) UND DEREN II. LÉGION: ECTOPROCTA (1. ORDRE: GYMNOLAEMATA, 2. ORDRE: PHYLACTOLAEMATA, 3. ORDRE: PTEROBRANCHIA, 4. ORDRE: POLYBRANCHIA) + III. CLASSE: BRACHIOPODES (1. ORDRE: INARTICULATA, 2. ORDRE: ARTICULATA MIT DEN SOUS-ORDRES APHANEROPEGMATA, HELICOPEGMATA, UND KAMPYLOPEGMATA): ***II. EMBRANCHEMENT VERS. — I. SOUS-EMBRANCHEMENT MONOMÉRIDES*** — 1. CLASSE: GASTÉROTRICHES (1. ORDRE: EUICHTHYDINA, 2. ORDRE: APODINA) — ***II. SOUS-EMBRANCHEMENT: ANNÉLÉS. I. DIVISION: CTÉTOPODES.*** I. CLASSE: POLYCHÉTES, ANNELIDA (1. ORDRE: ERRANTIA, 2. ORDRE: PHILOCRINIDA, 3. ORDRE: SEDENTARIA) + II. CLASSE: GÉPHYRIENS (1. ORDRE: PRIAPULIMORPHA, 2. ORDRE: ECHIURIMORPHA, 3. ORDRE: SIPUNCULIMORPHA, 4. ORDRE: TUBICOLA) + III. CLASSE: OLIGOCHÈTES, LUMBRICINA (1. ORDRE: NAÏDIMORPHA

2. ORDRE: ENCHYTRAEIMORPHA, 3. ORDRE: TUBIFICIMORPHA, 4. ORDRE: LUMBRICIMORPHA) + ***II. DIVISION: DISCOPHORES.*** IV. CLASSE: HIRUDINÉES (1. ORDRE: AMPHIBDELLA, 2. ORDRE: ARHYNCHOBDELLA, 3. ORDRE: RHYNCHOBDELLA). — ***III. SOUS-EMBRANCHEMENT: PLATYHELMINTHES*** = I. CLASSE: TRÉMATODES (1. ORDRE: MONOGENEA, 2. ORDRE: DIGENEA) + II. CLASSE: CESTOÏDES (1. ORDRE: CESTODARIA, 2. ORDRE: DICESTODA, 3. ORDRE: TRYPANORHYNCHA, 4. ORDRE: TETRACESTODA) + III. CLASSE: TURBELLARIÉS (1. ORDRE: POLYCLADA, 2. ORDRE: TRICLADA, 3. ORDRE: RHABDOCOELIDA) + IV. CLASSE: TRICHOTOMA (*FAMILLE: DINOPHILIDAE*) + V. CLASSE: NÉMERTIENS, NEMERTEA (1. ORDRE: PELAGONEMERTINA, 2. ORDRE: BDELLOMORPHA, 3. ORDRE: SCHIZONEMERTINA, 4. ORDRE: TREMONEMERTINA, 5. ORDRE: HOPLONEMERTINA, ENOPLA, 6. ORDRE: HYPONEMERTINA). — ***IV. SOUS-EMBRANCHEMENT: ENTÉROPNEUSTES*** (*FAM. BALANOGLOSSIDAE*). * * Delage und Hérouard 1897 **EMBRANCHEMENT VERMIDIENS** = CLASSES 1, GEPHYRIA (ORDRES PRIAPULIDA, SIPUNCULIDA ET ECHIURIDA) + 2, BRYOZOARIA (SOUSCLASSES ECTOPROCTIAE ET ENDOPROCTIAE) + 3, AXOBRANCHIA (SOUSCLASSES *VERMIFORMIAE PHORONIS* ET *PTEROBRANCHIAE CEPHALODISCUS* + *RHABDOPLEURA*; ADDENDUM ACTINOTROCHA) + 4, TROCHELMIA (SOUSCLASSES ROTIFERIAE ET GASTROTRICHIAE) + 5, KINORHYNCHIA + 6, CHAETOGNATHIA + 7, BRACHIOPODIA (ORDRES TESTICARDIDA ET ECARDIDA) -:- **EMBRANCHEMENT VERS** = ANNÉLIDES + NÉMATODES. * Fleischmann 1898 TYPUS ANNELIDES = KLASSE CHAETOPODA (ORDNUNG POLYCHAETA, OLIGOCHAETA, ECHIURIDAE, ARCHIANNELIDA) + KLASSE HIRUDINEA (ORDNUNG GNATHOBDELLIDA, RHYNCHOBDELLIDA, BRANCHIOBDELLIDA) -:- TYPUS MOLLUSCA -:- TYPUS ECHINODERMATA -:- TYPUS BRACHIOPODA = (ORDNUNG ECARDINES, TESTICARDINES) -:- TYPUS BRYOZOA = ECTOPROCTA (ORDNUNG PHYLACTOLAEMATA, GYMNO LAEMATA) + ENDOPROCTA -:- TYPUS ROTATORIA = (ORDNUNG DIGONATA, MONOGONATA) -:- TYPUS SIPUNCULIDA -:- TYPUS NEMATHELMINTHES = KLASSE NEMATODES + KLASSE ACANTHOCEPHALI -:- TYPUS NEMERTINA = (ORDNUNG PROTONEMERTINI, MESONEMERTINI, METANEMERTINI, HETERONEMERTINI) -:- TYPUS PLATHELMINTHES = KLASSE TURBELLARIA (ORDNUNG RHABDOCOELIDA, TRICLADIDEA, POLYCLADIDEA) + KLASSE TREMATODES (ORDNUNG MONOGENEA, DIGENEA) + KLASSE CESTODES (UNTERKLASSE EINFACHE BANDWÜRMER, GEGLIEDERTE BANDWÜRMER). * Frédéric Houssay 1900 **EMBRANCHEMENT L'ARTICULÉ** (A. SOUS-EMBRANCHEMENT DES ***ARTHROPODES***) B. SOUS-EMBRANCHEMENT DES ***VERS ANNELÉS*** = A. CLASSE DES ANNÉLIDES POLYCHÈTES, B. CLASSE DES ANNÉLIDES OLIGOCHÈTES, C. CLASSE DES HIRUDINÉES. — **EMBRANCHEMENT LE GASTRÉADE** = A. CLASSE DES PLATHELMINTHES (B. CLASSE DES COELENTÉRÉS). — UNTER ***ANNÉLIDES*** ERSCHEINEN AUCH *ROTIFÈRES, CTENOPHORES, NÉMATODES, GÉPHYRIENS, BRACHIOPODES, BRYOZOAIRES, PHORONIS, CEPHALODISCUS ET RHABDOPLEURA* UND *BALANOGLOSSUS*. — NACH DEN **ECHINODERMES** ERSCHEINEN *CHÉTOGNATHES* UND *NÉMERTES*. * Goette 1902 **BILATERALIA HYPOGASTRICA** = 4. STAMM VERMES = 1. UNTERSTAMM PLATHELMINTHES = 1. KLASSE TURBELLARIA (RHABDOCOELA, DENDROCOELA, NEMERTINEA) + 2. KLASSE TREMATODA (POLYSTOMEA, DISTOMEA) + 3. KLASSE CESTODEA; — 2. UNTERSTAMM COELHELMINTHES = 4. KLASSE NEMATODES + ANHANG ZU DEN NEMATODEN ACANTHOCEPHALI + 5. KLASSE ANNELIDES (CHAETOPODA, HIRUDINEA, GEPHYREA); ANHANG ZU DEN WÜRMERN: I. BRYOZOA + II. ROTATORIA + III. BRACHIOPODA -:- **BILATERALIA PLEUROGASTRICA** = 7. STAMM VERMIFORMIA = 1. KLASSE CHAETOGNATHA + 2. KLASSE ENTEROPNEUSTA; ANHANG ZU DEN ENTEROPNEUSTEN: *CEPHALODISCUS* UND *RHABDOPLEURA*. * K. C. Schneider 1902 **I. PHYLUM PLEROMATA = 2. TYPUS PLEROCÖLIA ODER ZYGONEURA** = 3. SUBTYPUS ***PROTONEPHROZOA*** = 3. CLADUS SCOLECIDA (4. KLASSE PLATHELMINTHA ODER PLATODA + 5. KLASSE NEMATHELMINTHA * 6. KLASSE NEMERTINA + 7. KLASSE ROTATORIA + 8. KLASSE ENDOPROCTA) + 4. SUBTYPUS ***METANEPHROZOA*** = 4. CLADUS ANNELIDA (9. KLASSE ARCHIANNELIDA + 10. KLASSE POLYCHÄTA + 11. KLASSE OLIGOCHÄTA + 12. KLASSE HIRUDINEA + 13. KLASSE SIPUNCULOIDEA) -:- **II. PHYLUM COELENTERIA = 4. TYPUS ENTEROCÖLIA** = 6. SUBTYPUS ***AMERIA*** = 8. CLADUS ECHINODERMA + 7. SUBTYPUS ***TRIMERIA*** = 9. CLADUS ENTEROPNEUSTA (31. KLASSE ENTEROPNEUSTA) + 10. CLADUS TENTACULATA (32. KLASSE DISCOCEPHALA, *CEPHALODISCUS* UND *RHABDOPLEURA*) + 33. KLASSE LOPHOPHORA + 34. KLASSE BRACHIOPODA + 35. KLASSE CHAETOGNATHA -:- [4. BIS 13. KLASSE: **VERMES, WÜRMER**; 26. BIS 32. KLASSE: **PROCHORDATA**]. * S. F. Harmer 1904 (1910) **PHYLUM CHORDATA** = SUBPHYLUM HEMICHORDATA (ORDER ENTEROPNEUSTA (FAMILIE GLANDICIPITIDAE, PTYCHODERIDAE, HARRIMANIIDAE) + PTEROBRANCHIA + PHORONIDEA). * Depéret 1907 **FOSSILE FORMEN: — MOLLUSCOIDEA** = KLASSE BRACHIOPODA (ORDNUNG ARTICULATA UND INARTICULATA) + KLASSE BRYOZOA (*CELLEPORA, JENESTELLA, ESCHARA*) -:- **VERMES (WÜRMER)** = KLASSE ANNELIDES (*SERPULA*); — PROBLEMATISCHE FORMEN (*NERCITES, ARENICOLIDES, OLDHAMIA*). * Hatschek 1911 **ENTWICKELUNGSTYPUS, PHYLUM ZYGONEURA ODER SCOLIGENATUS** = SUBPHYLUM SCOLECIDA = TYPUS ODER CLADUS PROSCOLECIDA (SUBTYPUS ODER SUBCLADUS PLATODES; NEMERTINI) + TYPUS ODER CLADUS EUSCOLECIDA (TROCHOZOARIA; NEMATOZOARIA) -:- SUBPHYLUM APOSCOLECIDA = TYPUS ODER CLADUS ARTICULATA (ANNELIDA; ARTHROPODA) + TYPUS ODER CLADUS TENTACULATA + MOLLUSCA -:- **PHYLUM DIPLEURIDIA ODER AMBULACRALIA** = TYPUS ODER CLADUS CHAETOGNATHA, NEMATOCOELIA + TYPUS ODER CLADUS ECHINODERMATA + TYPUS ODER CLADUS BRACHIOLATA (SUBTYPUS ODER SUBCLADUS PTEROBRACHIA; BRACHIOPODA) + TYPUS ODER CLADUS ENTEROPNEUSTA. * Richard Hertwig 1912 **STAMM VERMES, WÜRMER** = 1. UNTERSTAMM SCOLECIDEA, PARENCHYMATÖSE WÜRMER = KLASSE 1 PLATHELMINTHEN (ORDNUNGEN TURBELLARIEN, TREMATODEN, CESTODEN, NEMERTINEN) + KLASSE 2 ROTATORIEN; — 2. UNTERSTAMM NEMATHELMINTHES = KLASSE 3 NEMATODEN + KLASSE 4 ACANTHOCEPHALEN; — 3. UNTERSTAMM CÖLHELMINTHEN = KLASSE 5 CHÄTOGNATHEN + KLASSE 6 ANNELIDEN (1. UNTERKLASSE CHÄTOPODEN: ORDNUNGEN POLYCHÄTEN, OLIGOCHÄTEN + 2. UNTERKLASSE GEPHYREEN + 3. UNTERKLASSE HIRUDINEEN); — ANHANG: KLASSE 7 ENTEROPNEUSTEN + KLASSE 8 BRYOZOEN, POLYZOEN (ORDNUNGEN ENTOPROCTEN, ECTOPROCTEN) + KLASSE 9 BRACHIOPODEN + KLASSE 10 TUNIKATEN (ORDNUNGEN APPENDICULARIEN, COPELATEN, TETHYODEEN, ASCIDIAEFORMES, THALIACEEN, SALPAEFORMES). * Heider 1913 **SUBDIVISIO PROTOSTOMIA**, MIT

DEN TYPEN: »VERMES« (= SCOLECIDA UND ANNELIDA) + TENTACULATA (= BRYOZOA UND BRACHIOPODA) -:- **SUBDIVISIO DEUTEROSTOMIA**, MIT DEN TYPEN: CHAETOGNATHA + ENTEROPNEUSTA. * Woltereck 1915 **WÜRMER DES NIEDEREN HAUPTTYPUS** = PLATHELMINTHEN -:- **WÜRMER DER HÖHEREN HAUPTTYPEN (TROCHOPHORA = WÜRMER)** = ANNELIDEN + BRYOZOEN + BRACHIOPODEN + ENTEROPNEUSTEN -:- **WÜRMER DER NEBENTYPEN** NEMERTINEN + CHAETOGNATHEN + NEMATODEN + NEMATOMORPHEN (?) + ACANTHOCEPHALEN + ROTATORIEN + GASTROTRICHEN. * Ziegler 1915 1. KLASSE **PLATHELMINTHES** = ORDNUNGEN TURBELLARIEN + TREMATODEN + CESTODEN + NEMERTINEN; ANHANG ROTATORIEN + GASTROTRICHEN UND KINORHYNCHEN -:- 2. KLASSE **NEMATHELMINTHEN** = ORDNUNG NEMATODES MIT ANHANG NEMATOMORPHA + ORDNUNG ACANTHOCEPHALEN; ANHANG CHAETOGNATHEN -:- 3. KLASSE **ANNELIDES** = ORDNUNG CHAETOPODEN MIT ANHANG ECHIURIDEEN UND SIPUNCULIDEEN + ORDNUNG HIRUDINEEN; ANHANG ENTEROPNEUSTEN -:- ANHANG ZU DEN WÜRMERN: DIE KLASSEN BRYOZOEN UND BRACHIOPODEN. * Boas 1917 **VERMES** = (1) UR-CHAETOPODEN — CHAETOPODEN — EGEL, (2) UR-CHAETOPODEN — NEMERTINEN — TURBELLARIEN — TREMATODEN — CESTODEN, (3) UR-CHAETOPODEN — BRACHIOPODEN, (4) UR-CHAETOPODEN — ENTEROPNEUSTEN, (5) UR-CHAETOPODEN — CHAETOGNATHEN. * Austin H. Clark 1921 **EUMORPHOZOA** = ***ACOELOMATA*** = PHYLUM PLATYHELMINTHES + NEMATHELMINTHES + ACANTHOCEPHALA + GASTROTRICHA + ROTIFERA + CALYSSOZOA + POLYZOA -:- ***COELOMATA*** = VERMOIDEA = SIPUNCULIFORMES (PRIAPULOIDEA SIPUNCULOIDEA) + MOLLUSCIFORMES (MOLLUSCA) + VERMES (ANNELIDA = ARCHIANNELIDA + POLYCHAETA + OLIGOCHAETA + ECHIUROIDEA + MYZOSTOMIDA + HIRUDINEA + ONYCHOPHORA); — OSTEOZOA = ANOMALIFORMES (NEMERTEA + PHORONIDA + BRACHIOPODA + CHAETOGNATHA); — ARTICULATA (ECHINODERMATA + ARTHROPODA); — ENTEROPNEUSTA (PTEROBRANCHIA + BALANOGLOSSIDA); VERTEBRATOIDEA = ACRANIATA (TUNICATA + CEPHALOCHORDA) [CRANIATA]. * Grobben 1923 **DIVISIO COELOMATA (BILATERIA)** 5. PHYLUM **PROTOSTOMIA (ZYGONEURA)** = 1. KLADUS SCOLECIDA = 1. KLASSE PLATYHELMINTHES (TURBELLARIA, TREMATODES, CESTODES) + 2. KLASSE ASCHELMINTHES (ROTATORIA, GASTROTRICHA, KINORHYNCHA, NEMATODES, NEMATOMORPHA, ACANTHOCEPHALI) + 3. KLASSE ENTOPROCTA + 4. KLASSE NEMERTINI; — 2. KLADUS ANNELIDA = 1. KLASSE ARCHIANNELIDA + 2. KLASSE CHAETOPODA (PROTOCHAETA, POLYCHAETA, OLIGOCHAETA) + 3. KLASSE HIRUDINEA + 4. KLASSE ECHIUROIDEA (GEPHYREA CHAETIFERA) + 5. KLASSE SIPUNCULOIDEA (GEPHYREA ACHAETA); — 5. KLADUS TENTACULATA (MOLLUSCOIDEA) = 1. KLASSE PHORONIDEA + 2. KLASSE BRYOZOA (ECTOPROCTA, POLYZOA) + 3. KLASSE BRACHIOPODA (ECARDINES, TESTICARDINES) -:- 6. PHYLUM **DEUTEROSTOMIA** = 1. SUBPHYLUM COELOMOPORA = 6. KLADUS ENTEROPNEUSTA = 1. KLASSE HELMINTHOMORPHA + 2. KLASSE PTEROBRANCHIA -:- 2. SUBPHYLUM HOMALOPTERYGIA = 8. KLADUS CHAETOGNATHA = KLASSE SAGITTOIDEA -:- [3. SUBPHYLUM CHORDONIA]. * Hadži 1923 **PHYLUM ZYGONEURA** = SUBPHYLUM VERMES [DIE ANDEREN SIND: 2. ARTHROPODA UND 3. MOLLUSCA] = 1. CLADUS AMERA: 1. GRUPPE APROCTA (1. CLASSIS CTENOPHORA + 2. CLASSIS PLATHELMINTHES); 2. GRUPPE EUPROCTA ODER PROCTUCHA (1. CLASSIS NEMATHELMINTHES ODER ASCHELMINTHES + 2. CLASSIS ENTOPROCTA + 3. CLASSIS NEMERTINA) -:- 2. CLADUS POLYMERA (ANNELIDA) -:- 3. CLADUS OLIGOMERA (TENTACULATA). * Börner 1923 **1. PROTOSTOMIA** = (a) GASTRAEADA (PLATHELMINTHEN EINSCHLIESSLICH ACANTHOCEPHALEN) + (b) NEOPROCTA, ASCHELMINTHEN (NEMATODEN, ROTATORIEN, NEMERTINEN, ANNELIDEN, ENTOPROCTEN, TENTACULATEN, BRACHIOPODEN) -:- **2. DEUTEROSTOMIA** = (b) COELOMATA (PROCTOPORATA + ENTEROPNEUSTEN + CHAETOGNATHEN). * Harms 1924 **A. KREIS MODIFIZIERTE GASTRULATIERE, GASTRAEADA** = 1. UNTERKREIS REGULATIONSFORMEN (PORIFERA, CNIDARIA, TURBELLARIA) + 2. UNTERKREIS HALBSTABILE TIERE (PARASITISCHE PLATHELMINTHEN) + 3. UNTERKREIS STABILE TIERE (CTENOPHORA, ACANTHOCEPHALI) -:- **B. KREIS MODIFIZIERTE TROCHOPHORATIERE, NEOPROCTA** = 1. UNTERKREIS REGULATIONSFORMEN, LABILE TIERE (NEMERTINI, ENTOPROCTA, ANNELIDA, ECTOPROCTA, PROCTOPORATA [ENTEROPNEUSTA, BRACHIOPODA, ECHINODERMATA, CHÄTOGNATHA]) + 2. UNTERKREIS HALBSTABILE TIERE (ARTHROPODA, MOLLUSKEN) + 3. UNTERKREIS STABILE TIERE (NEMATODA, ROTATORIA, TARDIGRADA). * Handlirsch 1925 PHYLUM: PLATODES; NEMERTINA; ARTICULATA; (DIVISIO ROTIFERA + GASTROTRICHA + KINORHYNCHA + TARDIGRADA + DINOPHILEA + HISTRIOBDELLOIDEA + GEPHYREA + ANNULALATA); NEMATODES; ACANTHOCEPHALI; PHORONIDEA; BRYOZOA; BRACHIOPODA; CHAETOGNATHA; ENTEROPNEUSTA; PTEROBRANCHIA. * Walter Stempell 1924 **KREIS VERMES** = ***1. UNTERKREIS SCHIZOCOELIA, SCOLECIDEN*** MIT DER KLASSE PLATODES, PLATHELMINTHES (TURBELLARIA, TREMATODES, CESTODES, NEMERTINEA) + ***2. UNTERKREIS PSEUDOCOELIA*** MIT DEN 2 KLASSEN ROTATORIA UND NEMATHELMINTHES: NEMATODES UND ACANTHOCEPHALI + ***3. UNTERKREIS COELOMATA (COELHELMINTHEN)*** MIT DEN 3 KLASSEN CHAETOGNATHI, ANNELIDES (ARCHIANNELIDES, CHAETOPODA, GEPHYREI, DISCOPHORA) UND ENTEROPNEUSTA (MIT ANHANG *PTEROBRANCHIA*). * Walter Stempell 1925 **KREIS MOLLUSCOIDEA, TENTACULATA, WEICHTIERÄHNLICHE** = 1. KLASSE BRYOZOA (STELMATOPODA, LOPHOPODA) + 2. KLASSE ENTOPROCTA + 3. KLASSE BRACHIOPODA (ECARDINES UND TESTICARDINES). * Henry Fairfield Osborn 1930 **PHYLUM PLATYHELMINTHES** MIT DEN 3 KLASSEN TURBELLARIA, TREMATODA UND CESTODA. — **PHYLUM NEMATHELMINTHES** MIT DEN 3 KLASSEN NEMATODA, ACANTHOCEPHALA, CHAETOGNATHA. — **PHYLUM TROCHELMINTHES** MIT DER KLASSE ROTIFERA. — **PHYLUM MOLLUSCOIDA** MIT DEN 3 KLASSEN POLYZOA, PHORONIDA, BRACHIOPODA. — **PHYLUM ANNULATA, ECHTE WÜRMER** MIT DEN 3 KLASSEN CHAETOPODA, GEPHYREA, HIRUDINEA.

Dritter Unterstamm der Vermes

VERMES OLIGOMERA

(TENTACULATA + BRACHIOPODA + CHAETOGNATHA + BRANCHIOTREMA)

Dritter Stamm der Eumetazoa
VERMES = WÜRMER

Dritter Unterstamm des Stammes der Vermes
OLIGOMERA

GRUNDZÜGE
DER FORM UND FORMGESCHICHTE DER VERMES OLIGOMERA: — EIN VERSUCH

(Von THILO KRUMBACH in Berlin)

(1) Als **Vermes Oligomera** werden hier zusammengefaßt *die Phoronidea,* Umgrenzung *Bryozoa* und *Brachiopoda,* — *die Chaetognatha* — und *die Pterobranchia* und *Enteropneusta,* oder — zu Klassen geordnet — die Tentaculata, die Sagittoidea und die Branchiotrema.

(Die Figuren 1 bis 12 geben Vertreter dieser 6 Ordnungen mit je einigen ihrer hervorstechenden Eigenschaften wieder.)

Bryozoa in unserem Sinne sind nur die mit einem Schirmchen vor und über der Mundbucht ausgestatteten *Lophopoda,* also die Moostierchen des süßen Wassers, die Phylactolaema, sowie die vor und über dem Munde — um »Schlund« oder »Kehle« — ungeschützten Gymnolaema oder *Stelmatopoda,* die Moostierchen des Meeres, — also nicht auch *die Kamptozoa* Coris, die gemeinhin Bryozoa endoprocta genannt wurden; siehe darüber dieses Handbuches Zweiten Bandes Erste Hälfte Teil (5).

Vielleicht stellt sich in gar nicht zu ferner Zeit einmal heraus, daß man nur noch von *Lophopoda* und *Stelmatopoda* zu reden habe und nicht mehr von Moostierchen schlechthin. Aber schade alsdann um das schöne Wort Bryozoa!

Wünschenswert wäre auch gewesen, den Namen *Brachiopoda* durch ein dem Begriffe der Ordnung gerecht werdendes und zudem richtig gebildetes Wort zu ersetzen (Leunis-Ludwig 1886, Seite 1 Fußnote 2). Als ein solches Wort hätte sich uns etwa *Aspidophora* angeboten, das mit der Hindeutung auf die beiden Schutz-Schilde, die diese Würmer auszeichnen, den Rücken-Schild und den Bauch-Schild, das Wesen der Gruppe gut gekennzeichnet hätte. Aber wehe uns, wenn die Beckmesser gefunden hätten, daß bei demselben Worte bereits an *andere Tiere* gedacht worden war: daß Allman damit 1879 *Rhabdopleura und deren Verwandte* bezeichnen wollte! So mögen sie denn bei ihrem »alteingebürgerten« Namen bleiben.

Die Zeit wird kommen, wo der alte Fabricius mit seiner Meinung durchdringt, daß die Namen die besten sind, *die an sich nichts bedeuten* und die Biologie in folgerechter Entwickelung zur Bildung *formelhafter Namen* schreitet. Dann wird die Logik in der Klassifikation herrschen und nicht mehr die Philologie, die ihr ja doch nur Dienerin sein kann.

(2) Als oligomere Würmer treten die eben genannten 3 Wurm-Klassen zu den polymeren und den ameren Würmern: — zu den Plattwürmern, Fadenwürmern, Schnurwürmern, Hohlwürmern treten jetzt als höchste der Wurm-Wesen die Scheinwürmer.

(3) Zu den unsegmentierten und mit Protonephridien ausgestatteten parenchymatösen Würmern, und zu den reich segmentierten und mit Segmentalorganen, als einer Kombination von urinären und genitalen Ausführgängen, versehenen Hohlwürmern treten hier die »aus 2 bis 3 wenig deutlichen Segmenten« gebildeten Würmer.

(4) Diese von Bütschli im Jahre 1910 gegebene Definition nehmen wir hier auf, ändern sie vorläufig aber dahin ab, daß wir statt »2 bis 3 Segmente«

3 Segmente setzen und diese deutlich voneinander unterschieden

sein lassen.

(5) Statt nun sogleich eine inhaltsreichere Definition des Unterstammes zu geben, die, wie immer, erwünscht wäre, arbeiten wir im folgenden lieber zuerst das allen diesen 3 Klassen Gemeinsame, das Allgemeine, die Grundzüge heraus und hoffen, damit zu einem Bilde zu gelangen, das darüber hinaus auch noch das Unerforschte und Unsichere andeutet oder doch ahnen läßt.

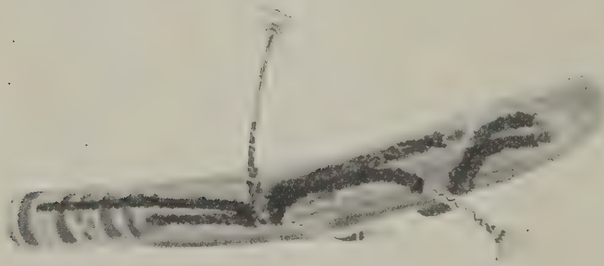
* * *

Abbildungen

Anmerkung zu den Abbildungen dieses Kapitels

Die Abbildungen sind sämtlich so wiedergegeben, wie sie aus den Händen der Autoren hervorgegangen sind, also in nichts geändert als gelegentlich in der Größe. Auch die Legenden zu den Bildern sind, mit wenigen Ausnahmen, die sich von selbst erklären, Arbeit der Autoren. Die Deutung aber, die die Bilder in unserem Aufsatze erfahren, weicht oft wesentlich von der unserer Vorgänger ab.

* * *



Figur 1. Phoronis psammophila. 3 : 1.



Figur 2. Phoronis australis. 1 : 1.

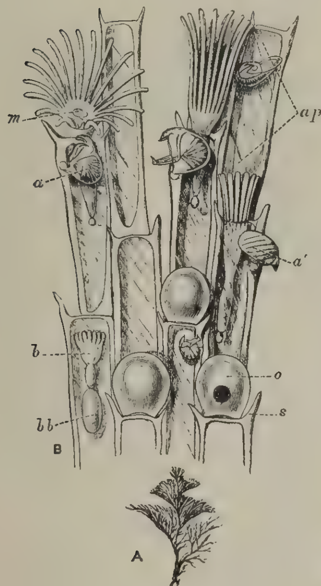
Figur 1 und 2. Oligomera = Tracheliozoa = Brachionozoa = Mystaçina = Stylochida: Phoronidea (Tentaculata). — Figur 1. *Phoronis psammophila* Cori 1889. Sechs Individuen, auf der leeren Schale einer *Solen-Muschel* festsitzend. Die Würmchen stecken in pergamentartigen Röhrchen, die sie selbst, als Ausscheidungen ihres Körpers, aus schleimigen Stoffen aufbauen. Die Röhrchen haben sich während der Verfestigung mit Sand und Schlammteilchen inkrustiert. — In der Strand-Region des Golfes von Neapel. (Nach Marc de Selys-Longchamps 1907)

Figur 2. *Phoronis australis* Haswell 1882. Aus den Röhrchen herausgezogen. (Nach Masterman 1900.) — Die Phoronideen sind Detritus-Fresser; ihre Hauptnahrung sind Diatomaceen.

Figur 3. OLIGOMERA = TRACHELIOZOA = BRACHIONOZOA = MYSTACINA = STYLOCHIDA: BRYOZOA PHYLACTOLAEMA, »Süßwasser-Bryozoen« (Tentaculata). — *Lophopus cristallinus* Pallas: *Kolonie* in etwa 5-facher Vergrößerung. »Kolonie sackförmig, aufrecht, bald durch Einschnitte mehr oder weniger stark gelappt und dann einem aufrechten Fingerhandschuh vergleichbar. Äußere Kutikularschicht zart und hyalin, basalwärts meist inkrustiert. Polypide zerstreut, zu mehreren aus jedem Lobus weit hervorragend; mit Epistom und hufeisenförmiger Tentakelkrone (etwa 60 Tentakeln), hyalin, zurückgezogen alle dem gemeinsamen, sackförmigen Massiv des Stockes oder dessen Loben eingebettet. Statoblasten groß, elliptisch, aber beidendig in eine scharfe Spitze ausgezogen, mit breitem Schwimmring, ohne Dornen.« — Die »Fähigkeit freier Ortsbewegung der Kolonie wird von den Einen behauptet, von den Anderen ebenso entschieden verneint.« — An den Wurzeln von Lemna, an anderen Wasserpflanzen, auf Holz. Vorwiegend in stehenden Wässern, Gräben, kleinen Weihern, doch auch in fließendem Wasser. — In Europa, Nordamerika und Indien (?) beobachtet. (Bild und Text nach Kraepelin 1887)



Figur 3.



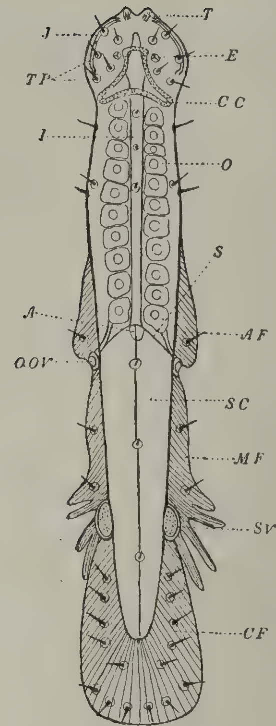
Figur 4.
A 1:1. ***B*** 50:1.



Figur 5. OLIGOMERA = TRACHELIOZOA = BRACHIONOZOA = MYSTACINA = STYLOCHIDA: BRACHIOPODA = ASPIDOZOA (Tentaculata). — *Lingula anatina* Lamarck. ***A*** von der ventralen, ***B*** von der linken Seite, ***C*** dorsale Schale [besser: dorsaler Schild], ***D*** ventrale Schale. Von Semper auf den Philippinen gesammelt. Etwas verkleinert. (Nach Blochmann 1900)

Figur 4. OLIGOMERA = TRACHELIOZOA = BRACHIONOZOA = MYSTACINA = STYLOCHIDA: BRYOZOA GYMNOLAEMA, »Meeres-Bryozoen« (Tentaculata). — *Bugula turbinata* Alder. ***A*** *eine kleine Kolonie* in natürlicher Größe. ***B*** *Teil eines Zweiges* in 50-facher Vergrößerung. (*a, a'*) Avicularien in verschiedenen Stellungen; (*ap*) Apertur oder Opesia, ein membranöser Teil der Körperwand; (*b*) Polypid-Knospe, mit ihrem Magen dem braunen Körper (*b.b*) verbunden; (*m*) Mund, von dem Kranz der Tentakel umgeben; 2 Individuen rechts mit nur teilweise ausgestreckten Tentakeln; (*o*) Ovizelle; (*s*) Rand-Dorn. Die Avicularien einiger Zoöcien sind weggelassen. — Plymouth. (Nach Harmer 1896)



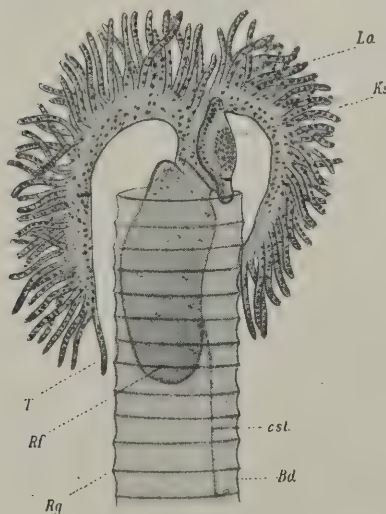


Figur 6. 1:1.

Figur 7. 24:1.

Figur 6. Oligomera = Tracheliozoa = Brachionozoa = Mystacina = Stylochida: Brachiopoda = Aspidozoa (Tentaculata). — *Discinisca lamellosa* Broderip. Oben ein auf einem Steine festsitzendes Exemplar, von der Rückenseite. Unten links dasselbe von der ventralen Seite (die basale Fläche des Stieles durch das Abreißen verletzt), rechts die dorsale Schale [besser: der dorsale Schild] von innen. — Von der chilenischen Küste. (Nach Blochmann 1900)

Figur 7. Oligomera = Tracheliozoa = Brachionozoa = Mystacina = Stolonifera = Stylochida: Chaetognatha (Sagittoidea). — *Spadella schizoptera* Conant 1895. (*T*) Vorderzähne; (*E*) Auge; (*CC*) Corona ciliata; (*O*) Ovarium; (*S*) Septum zwischen Körper- und Schwanz-Segment; (*AF*) Vorderflosse; (*SC*) Sperma-Kammer; (*MF*) mittlere Flosse; (*SV*) Samenblase; (*CF*) Schwanzflosse; (*O.OV*) äußere Öffnung des Ei-Sperma-Ganges; (*A*) After; (*I*) Darm; (*PT*) taktile Wimpern; (*J*) Greifhaken. [Es ist fraglich, ob *AF* wirklich Flosse oder nicht vielmehr mehrschichtige Epidermis, also *Collerette* ist.] 4 Millimeter lang. — Bimini in den Bahama-Inseln, im Juni 1892. (Nach F. S. Conant 1895)



Figur 8. Etwa 60:1.

Figur 8. Oligomera = Tracheliozoa = Brachionozoa = Mystacina = Stylochida: Pterobranchia (Branchiotrema). — *Rhabdopleura*. (*La*) Linker Arm mit seinen Tentakeln (*T*); (*Ks*) Kopfschild, Protosom, Vorderleib, mit dem Mittelleib (den Armen) zugleich aus der Wohnröhre (*Rg*) hervorgestreckt; (*cst*) Stiel, von dem Hinterleibe, Metasom (*Rf*) ausgehend und sich tief in der Hauptröhre mit dem Stolo verbindend. (Nach Schepotieff)



Cephalodiscus (Demiothecia) sibogae: Gehäuse. 1 : 1.

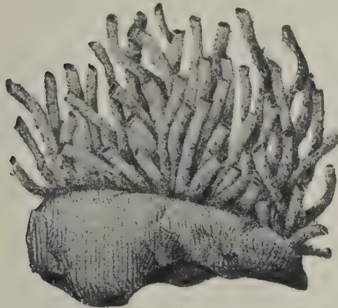


Protosom (Kopfschild),

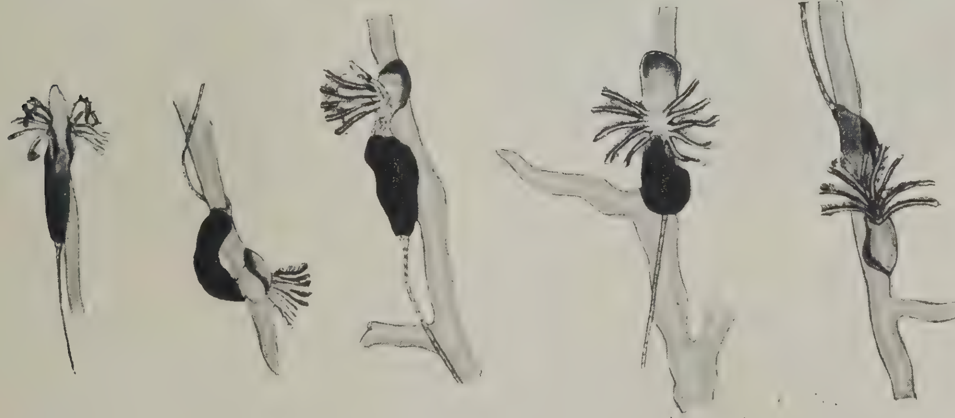
Mesosom, mit 5 Paar Tentakelträgern auf der oberen Seite,

Metasom, enthält Mitteldarm und Afterdarm, sowie die Gonaden und endet hinten-unten mit dem sehr dehnbaren Stiele.

Cephalodiscus (Demiothecia) inaequatus: weibliches Tier, kriechend, von oben gesehen. 12 : 1.



Cephalodiscus (Orthoecus) rarus: Gehäuse. 1 : 1.



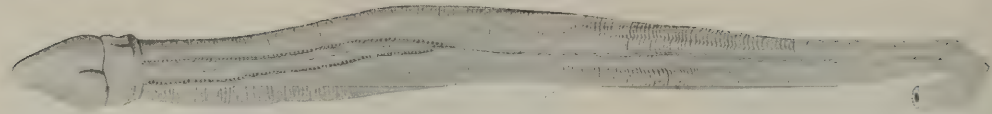
Cephalodiscus (Demiothecia) inaequatus: Tiere, auf den Ausläufern ihres Gehäuses kriechend. 6:1.

Figur 9. OLIGOMERA = TRACHELIOZOA = BRACHIONOZOA = MYSTACINA = STYLOCHIDA: PTEROBRANCHIA (Branchiotrema). — *Cephalodiscus-Arten*: *2 verschiedene Gehäuse-Formen*, in und auf denen die Tiere leben und in und auf denen sie mit Hilfe der unteren Seite des Vorderkörpers (Kopfschildes) und des hinten in einen Saugnapf endenden Stieles herumkriechen.

Das Gehäuse von *Cephalodiscus* (*Demiothecia*) *sibogae* Harmer 1905 ist ein orangefarbenes Röhrenwerk auf einem Stein. Die dunklen Massen in den Röhren in der linken Seite des Bildes sind Tiere, von denen die meisten jedoch in die basalen Teile des Gehäuses zurückgezogen sind.

»In Ruhe gelassen, kommen die *Cephalodiscus inaequatus* bald durch die Öffnungen des Gehäuses heraus und kriechen langsam längs den Ausläufern neben diesen. Man kann sie auch auf der äußeren Seite der Wand der Gehäuse kriechen sehen. Mit der Saugscheibe am distalen Ende des Stieles sitzt das Tier stets an der Innenseite seines Raumes befestigt. Während des Kriechens, das oft bis zur Spitze des Ausläufers fortgesetzt wird, wird der Stiel sehr stark ausgedehnt, wobei er sehr wohl 1 bis 2 Zentimeter Länge erreichen kann. Auch der Körper selbst und besonders die Mesosom-Region sind dabei stark ausgedehnt. Der Stiel bildet dann eine direkte Fortsetzung des Körpers nach hinten, und der Übergang zwischen ihnen ist nicht besonders scharf. Die Arme stehen hierbei schräg nach außen und oben ungefähr winkelrecht zur Längsachse des Tieres. Man sieht sie oft sich nach außen und unten biegen.«

(Das Gehäuse links oben nach Harmer 1905, alle anderen Bilder nach Andersson 1907)



Figur 10. OLIGOMERA = TRACHELIOZOA = BRACHIONOZOA = MYSTACINA = STYLOCHIDA: ENTEROPNEUSTA (Branchiotrema). — *Glandiceps malayanus* Spengel: Habitusbild. Rückenseite. Eichel feigenförmig. Kragen relativ kurz, nur $^1/_2$-mal so lang wie breit. Rumpf hinter dem Kragen kreisrund im Querschnitt; weiter hinten abgeplattet und mit Seitenkielen versehen; Kiemen-Region etwa 12 Millimeter lang, die das Kiemen-Feld begrenzenden Furchen ungemein eng; After endständig, schlitzförmig. Farbe weißlich, ohne irgendwelches erkennbare Pigment. — Java: Surabaja. 3 : 1. (Nach Spengel 1907)



Figur 11. OLIGOMERA = TRACHELIOZOA = BRACHIONOZOA = MYSTACINA = STYLOCHIDA: ENTEROPNEUSTA (Branchiotrema). — *Glossobalanus minutus* Kowalewsky: *im Wurzelgeflecht von Posidonia oceanica* Linnaeus im Golfe von Neapel. Etwas schematisiert. Nach dem Leben an Ort und Stelle gezeichnet von Cav. V. Serino, dem Zeichner der Zoologischen Station Neapel. Zu oberst die grünen Blätter (abgeschnitten), in der Mitte die dicken braunen Rhizome, zu unterst die dünnen drahtförmigen Wurzeln miteinander verflochten. Dazwischen 3 Exemplare *des Enteropneusten* in verschiedener Lage, kleine, ganz unscheinbare Tiere . . . Sie stecken in einem formlosen Schleimklumpen oder einer Schleimröhre, die mehr oder minder mit feinem Sande bedeckt ist, nur die Eichel ragt in den meisten Fällen über die Oberfläche des Schleimes heraus . . . In der Schleimröhre gleitet der Enteropneust ganz langsam hin und her oder bleibt ganz ruhig liegen. (Bild und Text nach Stiasny 1935)

Erforschungsgeschichte

(1) DIE OLIGOMEREN-FORSCHUNG KENNT HEUTE rund 2800 Arten: — 14 *Phoronidea*, 2500 *Bryozoa*, 170 *Brachiopoda*, 30 *Chaetognatha*, 20 *Pterobranchia* und 56 *Enteropneusta*.

(2) 1741 beschrieb TREMBLEY das 1 te Moostierchen des süßen Wassers, den polype à panache, den späteren *Lophopus* Dumortiers, und hatte damit *den 1ten* der heute als »oligomer« bezeichneten Würmer entdeckt, — UND 1882 wurde, durch MAC INTOSH (aus dem Material des »Challengers«), der 1 te *Cephalodiscus* bekannt und damit *der 1te Vertreter* der *zuletzt* in den Blickpunkt der Forschung getretenen Oligomeren-Gruppe aufgefunden.

DIE ENTDECKUNGSGESCHICHTE DER OLIGOMEREN spannt also ihren 1 ten Bogen über rund $1^1/_2$ Jahrhunderte hinweg, so daß heute *an den Bryozoa* bereits die 7 te Forscher-Generation arbeitet, *an den Cephalodiscidae* aber erst die 2 te, — und daß zum Beispiel der LEUNIS der 1 ten Synopsis des Thierreiches, der VON 1844, von den heutigen 6 Oligomeren-Ordnungen nur erst 2 kennt, die Mollusca *Brachiopoda* (mit 23 lebenden Arten) und die Polypi *Bryozoa* (mit 107).

(3) ÜBER DEN GANG DER ENTDECKUNGEN sei noch weiterhin notiert: 1769 wurde der Wurm *Sagitta oder Pyl* in den holländischen Gewässern aufgefunden, 1776 der 1 te *Brachiopode*, durch PALLAS, in Fleisch und Blut beschrieben (fossile Schilder waren schon länger bekannt), DAS JAHR 1825 sah in der Südsee den 1 ten Eichelwurm, *Ptychodera flava*, »ein zu den Holothuriden gehöriges wurmartiges Thier« (ESCHSCHOLTZ), 1856 wurde in den englischen Gewässern die »wohl zu den Anneliden gehörige« *Phoronis* bekannt, deren Larve schon ein Jahrzehnt vorher bei Helgoland gesehen, aber »*Actinotrocha*« genannt worden war, UND 1869 wurde bei den Shetland-Inseln »die sehr abweichend gebaute Bryozoen-Form« *Rhabdopleura* entdeckt.

Mit *Cephalodiscus* also und DEM JAHRE 1882 schließt *vorläufig* die Reihe der Entdeckungen *neuer Gruppen* ab.

(4) Versucht man die Literatur über die durch die eben genannten Tiere und ihre Verwandten gebildeten Klassen und Ordnungen mit einem raschen Blick zu ordnen, so wird deutlich, dass um 1850 die Kunst, die Arten zu beschreiben und zu ordnen, ausgebildet war, dass um 1870 manches darüber bekannt wurde, wie sich diese Tiere aus dem Ei und darüber hinaus entwickeln (— allein der verehrungswürdige Name Kowalewsky erscheint in diesen Jahren in 4 der 6 Ordnungen mit grundlegenden Untersuchungen —), dass um 1890 die emsige Arbeit der »Querschnittler, Anilinfärber und Stipplinser« (Haeckel in einem Briefe an Seidlitz vom 23. Januar 1876) die 1ten modernen Monographien über größere Gruppen zeitigte, und dass sich erst nach der Wende ins zwanzigste Jahrhundert ein klareres Bild über die engeren und weiteren Zusammenhänge der größeren und kleineren Gruppen ergibt.

(5) Wann war — so erhebt sich hier die Frage — bei so beschaffener Entwickelung der Literatur *über diese durchweg nur schwer zugänglichen Tiere* überhaupt auch nur zu erwarten, dass die Gruppe als solche erkannt würde? — Bestimmt noch nicht 1888, wo ein paar die Klassifikation der späteren Zeit stark beeinflussende Lehrbücher — das Hatscheksche und das Langsche — zu erscheinen begannen, und auch noch nicht 1896, wo Haeckel eine »Systematische Phylogenie der Wirbellosen« herausgab (— 30 Jahre nach seiner »Systematischen Einleitung in die allgemeine Entwickelungsgeschichte« von 1866 —), sowie auch noch nicht 1897, wo Perrier den Traité über die Vers, Mollusques, et Tuniciers schrieb und Delage & Hérouard ihren trefflichen Versuch über die Vermidiens vorlegten, — in allen diesen Jahren war es *noch nicht an der Zeit*: — — erst und frühestens im Jahre 1910 war eine derartige Synthese zu erhoffen. Denn die Klassifikatoren der 80er und 90er Jahre *konnten* ja noch nicht verarbeitet haben, was eben erst unter ihren Augen zu grundlegenden Monographien — *über die Chaetognathen, die Brachiopoden, die Diplochorden, die Lophopoden, die Hemichorden, die Enteropneusten* — zusammengeronnen oder sonst im Werden war. Wohl aber konnte der Vorhang, der das Bild noch verhüllte, im zweiten Jahrzehnt des neuen Jahrhunderts fallen.

(6) Er lüftete sich aber überraschenderweise bereits schon einmal ein Jahrzehnt früher. Und zwar gleich auf 2 Bühnen: — in Deutschland und in Frankreich. In Form kurz und scharf vorstoßender Ideen faßte Karl Camillo Schneider in einem kaum beachteten Aufsatz in den Preußischen Jahrbüchern vom Juli 1900 — über die Grundzüge der thierischen Organisation — *die Eichelwürmer* und *einige diesen nahe verwandte Formen* mit *den Moostierchen, den Armfüßern* und *den Pfeilwürmern* zu einer ***Gruppe der Scheinwürmer*** zusammen. In dieser einen großen Gruppe der Gewebetiere — Schneiders zweiten — »ist kein skelettbildendes Bindegewebe vorhanden und alles Material der Mittelschichte zur Ausbildung 3er geräumiger Leibeshöhlenabschnitte, die der Entstehung nach mit denen *der Stachelhäuter* verglichen werden können, verwendet. Schon äußerlich zeigt sich eine entsprechende Gliederung des Körpers oft angedeutet; man unterscheidet einen vordersten, verschieden geformten Abschnitt, der *bei den Pfeilwürmern* indessen ganz reduziert ist; einen mittleren, der meist kräftig entwickelte Tentakel trägt, und den dritten, größten oder eigentlichen Rumpfabschnitt, der den Darm umschließt. Ausführende Pforten, die wir als kurze Nierenkanäle auffassen dürfen, können allen 3 Abschnitten zukommen.«

Diese ***Gruppe der Scheinwürmer*** steht bei Schneider zwischen ***den Stachelhäutern*** und ***den Chorda-Tieren.***

Ähnlich wie Schneider, doch zu der Bewertung *der Stachelhäuter* anders gewendet, steht der französische Vorläufer des Gedankens einer ***eigenen Gruppe wenig gegliederter Würmer.*** Frédéric Houssay bekennt 1900: Les animaux très variés qui doivent nous occuper maintenant peuvent, au point de vue des diverticules endodermiques ou des sacs entérocoeliques, être divisés en 2 groupes: celui ***des Pauromètaméra*** qui possèdent un très petit nombre d'entérocèles, et celui ***des Polymétaméra*** qui en ont un grand nombre. ***Dans le premier groupe*** nous prendrons comme exemples: *les Chétognathes, les Entéropneustes et types voisins, les Brachiopodes, la Phoronis, les Bryozoaires et les Echinodermes.* Das ist eine Zusammenschau, der wir zustimmen, — bis auf die Angliederung *der Echinodermen.* Allein schon die Grund- und Aufrisse, nach denen *das Echinoderm* gebaut ist — Gewichtigeres bleibe noch getrost im Hintergrunde —, bewahren uns davor, die entsprechenden Risse *des Oligomers* zum Vergleich heranzuziehen, denn diese Pläne verhalten sich zueinander wie die von Schloß und Hütte.

Kurz nach 1900, dem Datum nach im Juni 1902, legt KARL CAMILLO SCHNEIDER seine Anschauungen in einem dickleibigen Buche noch einmal dar. In der ideenreichen Vergleichenden Histologie der Tiere klassifiziert er:

PHYLUM COELENTERIA

Metazoen, deren Mesoderm vom Entoderm stammt und phylogenetisch als Enterozöl auftritt

TYPUS ENTEROCOELIA

Coelenterier mit gesonderten Zölarräumen

Prochordata:

1. Subtypus: **AMERIA**, äußerlich ungegliederte Enterocoelier.
    1. Cladus: **Echinoderma, Stachelhäuter.**
2. Subtypus: **TRIMERIA**, Coelenterier mit 3 Segmenten.
    1. Cladus: **Enteropneusta, Schlundkiemer.**
    2. Cladus: **Tentaculata, Tentakeltiere:**
        1. Klasse: Discocephala, Cephalodiscus, Rhabdopleura.
        2. Klasse: Lophophora, Phoronis, Bryozoen.
        3. Klasse: Brachiopoda, Armfüßer.
        4. Klasse: Chaetognatha, Borstenkiefer.

(7) Die klassifikatorischen Arbeiten der nächsten Jahre — GOETTE 1902, F. S. HARMER 1904, GROBBEN 1905 und 1908 — nehmen zwar den Begriff Trimeria noch nicht auf, stellen aber doch schon diese und jene Gruppen so zusammen, wie es bei SCHNEIDER und HOUSSAY geschehen ist.

(8) WORT UND BEGRIFF OLIGOMERA STAMMEN ERST VON BÜTSCHLI 1910. Von Bütschli stammt auch die Auffassung der OLIGOMERA ALS VERMES. Und alle 3 Gedanken finden sich bei ihm schon in den frühesten Jahren seiner zoologischen Entwickelung als Keimgut. Getragen von der Überzeugung, daß es kaum mehr als eine Nomenklaturfrage sei, wenn man die einzelnen Gruppen der Würmer als eigene Subphylen oder besondere Klassen oder gar als selbständige Phylen bezeichne, da ja kaum Zweifel darüber bestünden, daß die unter **dem alten Namen Vermes** belassenen Gruppen gemeinsamer Herkunft seien, stellt er neben ein SUBPHYLUM AMERA und ein SUBPHYLUM ANNELIDA (ANNULATA, POLYMERA, GLIEDERWÜRMER) als 3tes und letztes SUBPHYLUM das der

OLIGOMERA

und begreift darunter alle Würmer mit 2 bis 3 wenig deutlichen Segmenten.

Im einzelnen gliedert er so:

1. Klasse: **TENTACULATA (OLIGOMERA, PROSOPYGIA):**
    1. Ordnung: PHORONIDA.
    2. Ordnung: BRYOZOA, MOOSTIERCHEN.
        1. Unterordnung: Ectoprocta.
            1. Lophopoda.
            2. Stelmatopoda.
        2. Unterordnung: Entoprocta.
2. Klasse: **BRACHIOPODA, ARMFÜSSER.**
3. Klasse: **CHAETOGNATHA, PFEILWÜRMER.**
4. Klasse: **BRANCHIOTREMATA** (Willey).
    1. Unterklasse: **Pterobranchia (Diplochorda, Discocephala).**
        1. Ordnung: RHABDOPLEURIDA.
        2. Ordnung: CEPHALODISCIDA.
    2. Unterklasse: **Graptolithida, Graptolithen.**
    3. Unterklasse: **Enteropneusta (Hemichorda).**

Dieser Gliederung folgen wir, bis in die Reihenfolge hinein, nur ändern wir grundlegend die Definitionen und — lassen freilich *die Kamptozoa*, die uns durchaus nicht in diese Kreise zu gehören scheinen, ganz aus dem Spiel. Wer auch nur einmal in aller Ruhe die Einmaligkeit der Erscheinung dieser Tier-Formen hat auf sich einwirken lassen, hat für immer eingesehen, daß *diese Parenchym-Würmer* hier nicht den richtigen Platz hätten. Siehe den Zweiten Band dieses Handbuches, Erste Hälfte Seite (5) 1 bis 64.

(9) Unter den Klassifikatoren der Zeit um 1900 ist einer — Hatschek 1911 —, der durch den gewohnten Tiefgang seiner Forschung zu scharfem Hinhören herausgefordert hätte, aber gerade Hatschek ist gerade in diesem Jahre mit seinen Gedanken über das Thema »Die Abgrenzung der Enterocoelia und die sogenannten Tentaculaten« derart in Fluß, daß er nur immer wieder neue Aufgaben stellt, nicht aber wirkliche Lösungen gibt.

(10) Heider 1913 und das von Nierstrasz & Ihle geleitete ansprechende holländische Leerboek der bijzondere Dierkunde 1928 kommen in der Aufreihung der Phylen Bütschlis Standpunkte nahe, fassen sie aber nicht in der Art Bütschlis zusammen.

(11) Unter den Schriftstellern unserer Tage ist einer den anderen an Weitsicht und Wagemut weit voran: der Belgier Lameere. Auguste Lameere, der sich seit 1927, zuerst in einem Abrégé, jetzt — 1931 — in einem eingehenden Précis mit klassifikatorischen Studien beschäftigt, hat gerade bei der Betrachtung der Würmer Wege entdeckt, die wir, ohne ihn bisher dabei bemerkt zu haben, auch gegangen sind. Lameeres wohl kaum schon nach Gebühr bekannt gewordene Forschungen sind uns daher wie ein Freundlicher Zuruf erschienen, den noch rechtzeitig vernommen zu haben, wir dankbar bekennen.

Lameere unterscheidet **unter den Coelomaten** 2 Kategorien:

Die Hyponeurier (— *dont le type le plus primitif est la Polychète* —), caractérisées,
par la position ventrale du blastopore,
du système nerveux,
de la bouche,
de l'anus, et
par l'absence de corde dorsale und
die Epineurier (— *dont le type le plus primitif est l'Amphioxus* —).

Hyponeurier sind die Trochophora-Tiere und die Arthropoden.

Zu den Trochophora-Tieren gehört das ganze Zusammen der Würmer, — von dem man *die Molluscoiden, die Enteropneusten* und *die Echinodermen* nicht abtrennen kann —, und die Mollusken.

Die Würmer sind, *in der Grund-Form der Nereiden*, die Vorfahren der anderen Hyponeurier-Gruppen geworden.

Man kann die Würmer folgendermaßen einteilen:

LES VERS

- Orthosomes
  - Dioïques
    - Néréidiens, Rotifères; Gastérotriches, Nématodes; Échinodères, Gordiacés, Acanthocéphales; Tardigrades, Linguatules
    - Onychophores
    - Némertiens
  - Monoïques
    - Oligochètes
    - Bdellodes
      - Hirudinées
      - Plathelminthes
- Dérosomes
  - Molluscoïdes
    - Phoronidiens; Bryozoaires (Ectoproctes, Endoproctes)
    - Brachiopodes; Chétognathes
  - Hydrocoeliens
    - Entéropneustes (Ptérobranches, Balanoglossus)
    - Échinodermes

Die uns hier beschäftigenden Würmer finden wir also zunächst unter 2 Oberbegriffen zusammengefaßt; nur sollen unter dem alten Worte *Molluscoidea* diesmal auch *die Sagitten* mit verstanden werden.

Daß wir auch *die Kamptozoa* mit hierher rechnen sollen, will uns, wie bereits bemerkt, nicht eingehen.

Ebenso halten wir *die Echinodermen* aus diesem Zusammenhange fern.

Sehr glücklich gewählt erscheint uns die Bezeichnung als **Vermes Derosoma**. Tous ces Animaux ont l'organisation fondamentale *du type Phoronidien*, qui lui-même, s'il existait seul, pourrait être considéré comme étant *un Néréidien microphage de la catégorie des Cryptocéphales.* Les Dérosomes constituent, par conséquent, un groupe de Vers issus de formes déjà supérieures.

Comme *les Cryptocéphales*, les Dérosomes sont, en principe, *des Néréidiens tubicoles*, sans pharynx, dont les palpes, creux, et formant ensemble *le lophophore*, sont des appendices ramifiés, couverts de cils vibratiles, fonctionnant à la fois comme branchies et comme organes préhenseurs de plancton. Ce qui les distingue essentiellement, c'est la courbure en anse du tube digestif occupant une saillie ventrale considérable, de sorte que le Ver est allongé perpendiculairement à son axe antéro-postérieur; cet axe est très court, l'anus occupant la même place qu'il avait chez la larve, dorsalement, au sommet du tube dans lequel est logée la saillie ventrale; c'est là une condition favorable à l'évacuation des fèces qui n'ont pas à remonter le long d'un sillon ventral comme *chez les Cryptocéphales*, dont l'anus est situé au fond du tube d'habitation.

Le corps est formé du prosome et du métasome. Le prosome comprend *un épistome* et *un collier*; celui-ci porte les 2 branches du lophophore; celui-là correspond à l'acron et au segment qui porte la prémière paire d'antennes chez *les Néréidiens.* Le métasome reste non segmenté, comme dans la larve; il ne renferme qu'une seule paire de cavités coelomiques, en communication avec le dehors par une seule paire d'organes segmentaires, à la fois urinaires et génitaux. Les organes segmentaires, débouchant dorsalement près de l'anus, sont homologues à ceux qui, dans la trochosphère, constituent *chez les Néréidiens* ceux du prémier segment du métasome de l'adulte . . .

Les cavités coelomiques, au nombre de 6 paires au maximum, prennent naissance de façons très diverses: tantôt par schizocoelie, tantôt par entérocoelie, tantôt encore par enveloppement du blastocoele par des cellules mésomésenchymateuses détachées de l'endoderme de la gastrula.

Cette variabilité, que l'on observe même chez des formes très voisines, prouve que *les caractères anatomiques doivent l'emporter sur les phénomènes actuels de l'ontogénèse dans la recherche des affinités chez ces organismes.*

Das sind Ergebnisse, wie wir sie auch gefunden haben — *nicht ganz* die unsrigen, aber ihnen doch fast immer in der Blickrichtung nahestehend, am meisten da, wo sie Lameere mit dem zutreffenden Worte ***Derosoma*** zusammengefaßt hat.

(12) Ein Versuch aus neuester Zeit, das System über die Helmintomorpha und Pterobranchia hinaus um eine Klasse Planctosphaera zu erweitern, muß als gescheitert betrachtet werden. Spengel, der den Versuch nach dem Studium *der Larve Planctosphaera pelagica* im Jahre 1920 niederschrieb, und — schon damals ein müder Mann — seine späte Veröffentlichung im Jahre 1932 nicht mehr erlebte, hat, wie uns G. Stiasny unterm 29. Juni 1936 schrieb, die Larve (Figur 12) verkannt: *es handelt sich um eine Tornaria*, eine stark an pelagische Lebensweise angepaßte *Enteropneusten-Larve.* Siehe die demnächst erscheinende Studie von Damas & Stiasny: Etude comparée des larves pélagiques d'Entéropneustes: Tornaria et Planctosphaera, *Reports of the »Dana«-Expedition, Kopenhagen.*

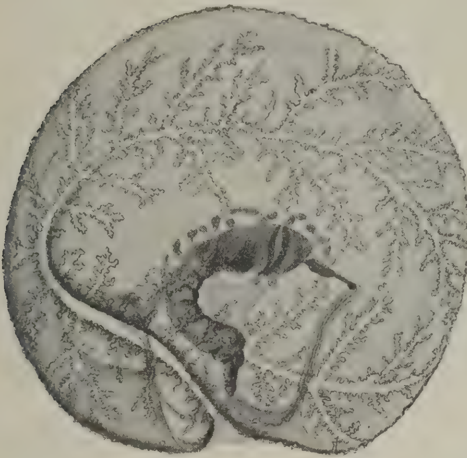
Unser Mitarbeiter C. J. van der Horst ist allerdings anderer Meinung. Er vertritt in *Bronns Klassen und Ordnungen des Tier-Reiches* (sowie bereits im *Quarterly Journal of Microscopical Science, Volume 78, 1936*) die Idee, daß die Klasse der Hemichordata durch die Entdeckung *der Planctosphaera* Spengels um eine Ordnung Planctosphaeroidea erweitert worden sei.

1.

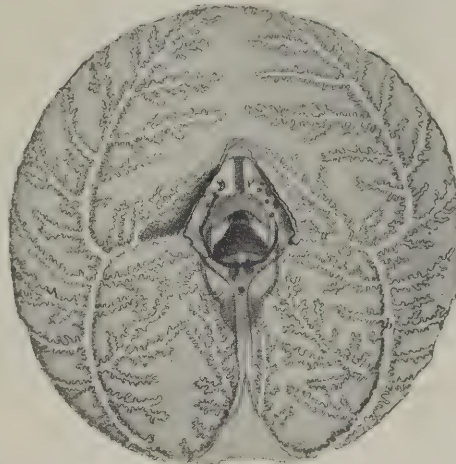
Allgemeines über die Form und Formgeschichte der Oligomeren Wassertiere

Alle oligomeren Würmer sind Wassertiere und bewohnen in der kleinen Gruppe *der phylactolämen Bryozoen*, sowie in *ein paar Gattungen der Moostierchen ohne Epistom* die süßen Gewässer bis zu den Grenzen des ewigen Schnees, und *in allen übrigen Klassen und Ordnungen* das Meer in allen seinen Zonen und Tiefen.

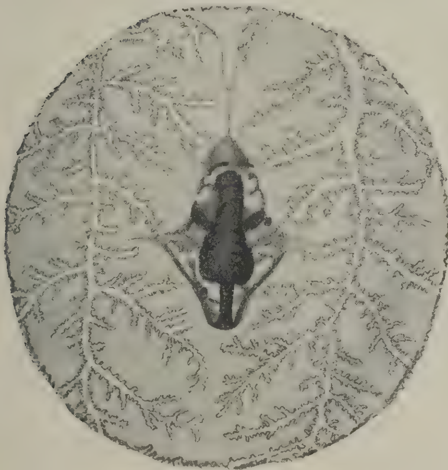
Von rechts



Von unten



Natürliche Größe 10 Millimeter



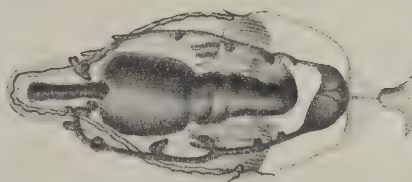
Von oben



Von vorn



Von links



Von oben

Darm mit Zölomen und Scheitel

Figur 12. OLIGOMERA = TRACHELIOZOA = BRACHIONOZOA = MYSTACINA = STYLOCHIDA: ENTEROPNEUSTA (PLANCTOSPHAERA). — *Planctosphaera pelagica* Spengel 1932: *Larven-Form eines noch unbekannten Tieres* der 3ten Klasse der Enteropneusten (1. Klasse Helminthomorpha, 2. Klasse Pterobranchia, 3. Klasse Planctosphaera). »Dieses noch unbekannte Tier könnte vielleicht so zu definieren sein: Protosom trägt den Tentakel-Apparat. — Mesosom und Metasom den kurzen Rumpf bildend? Vielleicht schwach entwickelt, letzteres der Anheftung

dienend. — Darm U-förmig, After vorderständig (ventral oder dorsal?). — Oder, um nur mit wenigen Worten das Entscheidende hervorzuheben: Gestalt und Organisation sind bedingt durch Ausgestaltung 1. des Metasoms, bei den Helminthomorphen, 2. des Mesosoms, bei den Pterobranchiern, 3. des Protosoms, bei der Planctosphaera.« — Die Larve ist vom »Michael Sars« am 1. Juni 1910 im Golf von Biscaya, auf einer Tiefe von 270 Metern in 2 Exemplaren gefangen worden. — Text und Bilder nach J. W. Spengel 1932.

Die Deutung der Larve und die daran geknüpften Spekulationen sind irrig: nach Stiasny handelt es sich um eine *Tornaria*, also eine Enteropneusten-Larve. Th. Mortensen hat den Fund von Anfang an für eine große und sehr eigentümliche Tornaria gehalten. Die Spengel vorliegenden Materialien konnten, wie er selbst sagt, an Mortensens »Deutung insofern kaum einen Zweifel lassen, als außer dem vollständigen Darmkanal die charakteristischen Zölome einer *Tornaria* ohne große Schwierigkeit nachzuweisen waren, nämlich ein durch einen Muskelstrang an der Haut angeheftetes, durch eine Pforte nach außen ausmündendes, unpaariges, nebst einer der letzteren angelagerten Herzblase, und ferner 2 Paare von Zölomen, die den Darmkanal umfaßten. Dazu kam die Ausstattung der Haut mit einer gewundenen Wimperschnur, die allerdings einen zunächst ganz unentwirrbar verwickelt erscheinenden Verlauf, *also recht abweichend von allen Tornarien*, aufzuweisen schien, während die Existenz eines den After umkreisenden Wimperringes ungewiß blieb.« Spengel 1932.

2.

Größe

Alle oligomeren Würmer sind Wassertiere von geringer Größe. — Klein sind *die Phoronidea* und *die Sagittoidea* bei einer Ausdehnung der Tiere von 5 bis zu 80 und 150 Millimetern, — mikroskopisch klein *die Pterobranchia* und, mehr noch, *die Meeres-Bryozoen*, die sich fast durchweg unter 1 Millimeter halten, — von mittlerer Größe sind *die Brachiopoda*, die es von einigen Millimetern Durchmesser bis zur Größe eines Handtellers bringen, *und die Enteropneusta*, deren Länge meistens zwischen 100 und 500 Millimetern schwankt (Figur 1 bis 12).

Daß es *unter den Brachiopoda* ehemals eine Art von 300 Millimetern Durchmesser gab, und der heute noch lebende *Balanoglossus gigas* 2500 Millimeter messen mag, sind Tatsachen, für die noch keine Erklärung gegeben worden ist. Liegen die Maße noch innerhalb des Pendelausschlages der Norm oder deuten sie — »Krankheit ist auch Leben« — auf Riesenwuchs hin, der etwa auf Störung der Funktion gewisser Drüsen zurückginge?

3.

Röhrenwürmer

Alle oligomeren Würmer sind Röhrenwürmer, Tubicolae. Sie erzeugen die Röhren, ihre Wohnungen, in allen Fällen selbst und verwenden dazu als Baustoffe die schleimigen Ausscheidungen gewisser Zellen ihrer Haut.

(a) *Die Phoronidea* stecken in pergamentartigen Köchern, die durch Verdichtung des Schleimes entstehen (Figur 1) und entweder frei und aufrecht auf dem Meeresboden stehen oder in harten Kalkgesteinen Gänge auskleiden, die sie durch Bohren oder Ätzen — wie, steht noch dahin — selbst hergestellt haben.

Die Enteropneusta füttern auf ähnliche Weise die Gänge aus, die sie in lockeren Meeresboden hineintreiben, oder in dem dichten Geflechte von Posidonien-Wurzeln wie Girlanden aufhängen (Figur 11). Solche Röhren sind, abgesehen davon, daß sie die Wände der Gänge etwas versteifen, Gleitschienen für die Wurmkörper.

Bei *Cristatella* Cuvier und *einigen anderen Lophopoda* (Figur 3) verhärtet das Sekret zu einer festeren gallertartigen Hülle, die jeweils eine ganze Kolonie überdeckt.

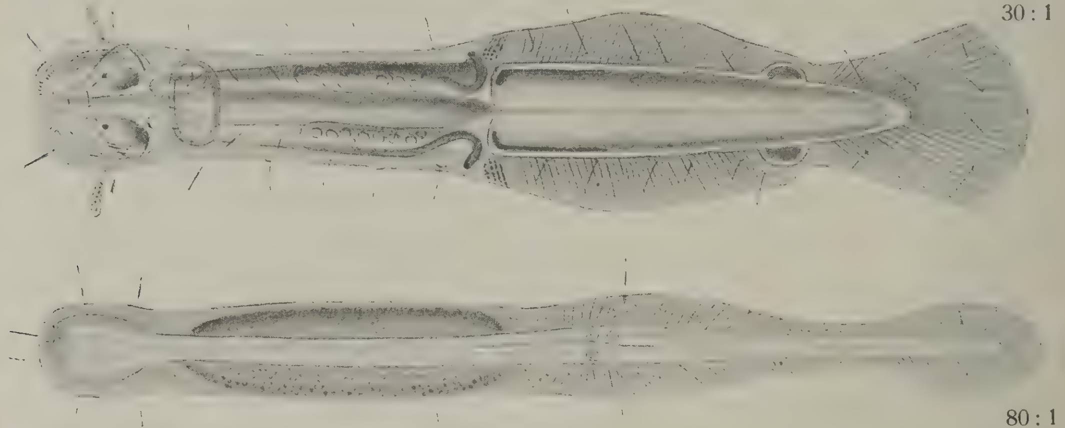
(b) *Die Pterobranchia* — *Rhabdopleura* Allman (Figur 8) und *Cephalodiscus* Mac Intosh (Figur 9, 16, 17) — stellen ihre Gehäuse (hier hingebreitet wie Schläuche, da aufrecht stehend wie kurze Halme, dort wie Sträucher verzweigt und dornig) aus hart-elastischen Stoffen her, wobei sie *wie Maurer und Zementierer* verfahren: — mit dem Sekret der Drüsen, die in großer Zahl an der unteren Fläche ihres breiten »Kopfschildes« vereinigt sind, erweitern und verfestigen sie durch Betupfen der Ränder und Wände die Gänge und Höhlen, in denen sie wohnen, oder — nach einer Entdeckung aus neuerer Zeit, *Acoelothecia* John — die Klettergerüste, an denen sie, ähnlich wie an »schwedischen Leitern«, herumturnen.

(c) Auch *alle Meeres-Bryozoen* (Figur 4) und, mehr noch, deren große Vettern, *die Brachiopoda* (Figur 5, 6), haben starre Hüllen aus chitinartig verhärteten Stoffen. *Bei der Bryozoe* verkrustet der ganze Hinterleib, so daß das Tier für den ersten Blick wie in einer Springschachtel zu stecken scheint. *Bei den Brachiopoda* bildet der Hinterleib nur 2 Schutz-Schilde, die je als Rücken- und Bauch-Schild den ganzen Brachiopoden-Körper von hinten her frei überwölben. Der Aufbau der Kruste erfolgt *in beiden Fällen* nach dem gleichen Plane. Nur *gewisse*, über den Hinterleib hin zerstreute Haut-Zellen scheiden die verhärtenden Stoffe — Schleim, »Chitin« und Kalksalze — aus; *andere*, ihnen benachbarte Zellen, sind daran so wenig beteiligt, daß sich die werdende Schalensubstanz frei über sie hinweg wölbt — ein Vorgang, der bei genauerer Betrachtung sowohl die schlichte Umhüllung *des Bryozoen-Körpers* wie die reicher durchkomponierte *der Brachiopoden-Schilde* verständlich macht.

(d) Obwohl also die Hülle *der Stelmatopoda* wie die *der Brachiopoda* eher einem enganliegenden Gewande als einem freien Gehäuse gleicht, ist sie dennoch voller Anklänge an die eigentliche Gehäuse-Form, wie sie bereits *bei den einfachsten der Tentaculata* erscheint: — *inwiefern aber sollten die pelagischen Sagittoidea Röhrenwürmer sein*? Um das zu verstehen, genügt hier wohl ein Hinweis. Nierstrasz hat 1922 im Anschluß an die Tatsache, daß das Protoplasma spezifisch schwerer ist als das Wasser, die sehr einleuchtende Bemerkung gemacht, daß das Leben alsdann wohl auf dem Grunde des Meeres entstanden sein müsse. Wenn dem so ist, *so müßten die primitivsten unter den Chaetognatha am Grunde des Meeres zu suchen sein*.

In der Tat findet sich heute noch in der Nähe des Meeresgrundes, und nur dort, die einfachst gebaute unter allen Sagitten-Formen: *Spadella* auct. (Figur 13 und 7). *Spadella* ist klein, gedrungenen Körpers, hat nur 1 einziges Paar von Tragflächen an den Seiten (außer dem Höhensteuer am Hinterende), hat nur wenige Zähne vorn am Kopfe, ist an der Bauchseite mit sehr eigentümlichen Kleb-Zellen versehen, mit denen sie sich an Algen anheften kann, und — — *steckt mit dem ganzen »mittleren« Körper in einer mehrschichtigen Hülle hohler Zellen wie in einer Schwimm-Weste.* Nun ist die Mehrschichtigkeit dieses Evertebraten-Epiderms eine Erscheinung, über die es von jeher viel zu fragen gegeben hat. Wie, wenn in verwandten Stadien, *spadelloiden Formen*, die es heute nicht mehr gibt, und die *auf* oder *in* dem Meeresboden lebten (— und ähnlich *der jüngsten Phoronis* in Figur 44 gebildet sein mochten —), die schleimausscheidenden Zellen überwuchert wurden von den übrigen Deck-Zellen, und, weit entfernt davon darüber zugrunde zu gehen, sich unter Verzicht auf jede Form der Ausscheidung

mit den anderen zusammen zu dem gleichmäßig durchgebildeten Schwimmgürtel vereinigten, den heute in so vollendeter Ausbildung nur noch *die benthische Spadella* trägt, *bei den pelagischen Sagitten und Eukrohnien* aber nur eben noch schlicht angedeutet *als Collerette* erscheint? Auch das, was wir sonst von *den Hochsee-Tieren unter den Chaetognatha* wissen, würde gut zu dem sich hiermit anbahnenden Bilde passen.



Figur 13. OLIGOMERA: CHAETOGNATHA (Sagittoidea). — Oben *Spadella cephaloptera* (Busch), von der Rückenseite aus gesehen. Unten *Sagitta-Spezies, frisch aus der Ei-Hülle geschlüpft,* von der Rückenseite aus gesehen.

Die Spadella ist eine der kleinsten Sagitten-Arten, kaum 1 Zentimeter lang. Im Verhältnis zur Länge ist der Körper ziemlich dick, dabei ist er etwas undurchsichtig und gelbbräunlich gefärbt. Da Rumpf und Schwanz etwa von gleicher Größe sind, münden der kurze Darm und ebenso die beiden Ovidukte ziemlich genau in der Mitte des Körpers aus. Der Kopf, dessen obere Stützplatten, die die Greifhaken tragen, lateralwärts weit vorspringen, ist breit, die Kopfkappe ist mit 2 hörnerartigen Anhängen versehen, die rechts und links von den Augen stehen. Vom Schwanze stehen 1 Paar Flossen ab, und um sein Hinterende greift eine unpaarige Flosse herum. Da, wo die Flossen [Tragflächen] zusammenstoßen, liegen die kleinen, als Halbkugeln nach außen hervorstehenden Samenblasen. Im Schwanze sind vorn die Hoden sichtbar; vor dem Dissepiment liegen die Eier-Stöcke mit ihren Ausführgängen, die zugleich Samengänge sind. Hinter dem Kopfe liegt die ovale Corona ciliata (ein Geruchs-Organ?, Räder-Organ?). Über den ganzen Körper sind Tast-Organe mit vorspringenden Borsten verstreut. — Die Epidermis ist hinter dem Kopfe zu beiden Seiten des Halses verdickt und aus blasigen Elementen zusammengesetzt. So entstehen 2 breite, lange Epidermisstreifen [die Collerette]. — Die Eier werden von dem Tiere an Algen angeklebt (Figur 14).

Der frisch ausgeschlüpfte Embryo einer Sagitta sieht schon einem reifen Tiere sehr ähnlich, doch sind die Kopf-Organe noch nicht ausgebildet, es fehlt noch die Scheidewand zwischen den Urgeschlechts-Zellen, und der Darm ragt noch etwas über sie hinaus. Stark ausgebildet ist das Bauch-Ganglion. Das stark verjüngte Schwanzende ist von einem schmalen, horizontalen Flossensaume umgeben, und ebenso sind auch schon die hinteren seitlichen Flossen angelegt, während die vorderen [*Spadella* hat 3, *Sagitta* 5] noch fehlen und erst an älteren Larven hervortreten. Über die Oberfläche der Larve wie des reifen Tieres ragen an vielen Stellen lange und steife Tastborsten hervor, die beständig in zitternder Bewegung sind.
(Nach Oscar Hertwig 1880)

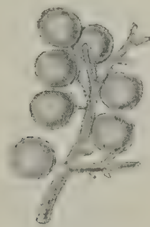
4.

Gemeinschaften

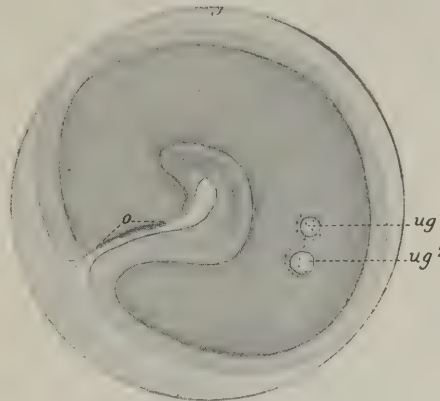
Alle oligomeren Würmer leben in Platz- und Freß-Gemeinschaften miteinander, und zwar *alle Klassen bis auf die Sagittoidea,* auf dem Grunde der Gewässer (Figur 1), *die Sagittoidea,* als planktische Bewohner des freien Wassers, vom Grunde des Meeres an durch alle Höhenstufen hindurch bis zur Oberfläche hinauf (Figur 7, 13, 14, 15).

(a) Einzeln für sich lebt kein oligomerer Wurm; wo einer gefunden wird, sind immer auch gleich mehrere zu finden.

(b) Wo Boden und Wasser günstig sind, siedeln sie stets in großer Zahl beieinander: — *so die Phoronidea*, in der ganzen Schelfsee, in rasenartigen Trupps; — *so die Enteropneusta*, von der Gezeiten-Zone an, wo sie wohl zu Hause sind, bis zu 4500 Meter Tiefe, als Grabwürmer in gängigem Grunde und unter Steinen, wie in dem Gewirr von Posidonien-Wurzeln (Figur 11) oder in Grün-Algen versponnen; — *so die Brachiopoda*, von der Ufer-Region an bis in die Tiefsee hinein, auf harten Gründen nesterweis neben- und übereinander; — *so die Chaetognatha*, in allen Gewässern, die ihnen als gierigen Raubtieren hinreichende Nahrung bieten, in Schwärmen von unzählbaren Mengen (Figur 14, 15).



Figur 14. 50 : 1.



Figur 15. 240 : 1.

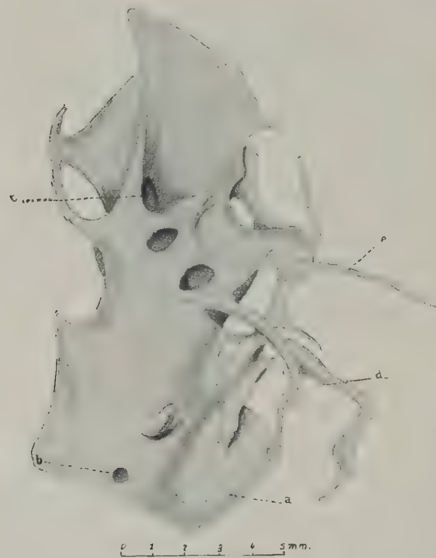
Figur 14. OLIGOMERA: CHAETOGNATHA (Sagittoidea). — *Spadella cephaloptera* Busch: *Eier*, mit Gallertstielen an Algen befestigt. — Aus diesen Eiern lassen sich leicht Larven züchten. Dieselben sind kleiner als von der *Sagitta bipunctata*, aber etwas gedrungener und nicht so durchsichtig, weil ihre Zellen mit dem gelblichen Dottermaterial, welches auch die Eier dunkel erscheinen läßt, versehen sind. Schon bei ihrem Ausschlüpfen besitzen *die Larven* der *Spadella cephaloptera* wie *die erwachsenen Thiere* die Fähigkeit, sich an andere Gegenstände festzukleben, und gewöhnlich sitzen sie in größerer Anzahl an den Objekten fest, an welchen die Eier abgelegt und mit Gallertstielen befestigt worden waren. (Nach Oscar Hertwig 1880)

Figur 15. OLIGOMERA: CHAETOGNATHA (Sagittoidea). — *Sagitta-Spezies*: *einmal eingerollter Embryo*, in der Ei-Schale. Von der Seite gesehen. (*o*) bleibender Mund; (*ug*¹) Urgeschlechts-Zelle des Eier-Stockes; (*ug*²) Urgeschlechts-Zelle des Hodens. — Bei einer Seitenansicht ist wenig von der inneren Struktur des Embryos wahrzunehmen: die Darm-Anlage und die 2 Mesoblaststreifen erscheinen als eine einzige, wurstförmige Zellenmasse. Die Einkrümmung ist ventralwärts erfolgt, was daraus geschlossen werden kann, daß der Ektoblast auf der konkaven Seite viel dicker als auf der konvexen ist; sie wird bald so stark, daß der durch den bleibenden Mund deutlich gekennzeichnete Kopfteil des Embryos mit dem entgegengesetzten Schwanzende zusammenstößt. — Auf einem noch älteren Stadium schieben sich beide Enden aneinander vorbei, bis endlich der nun deutlich wurmförmig gewordene dünne Embryo vor seinem Ausschlüpfen in der Ei-Hülle in mehreren Spiralen zusammengerollt ist. (Nach Oscar Hertwig 1880)

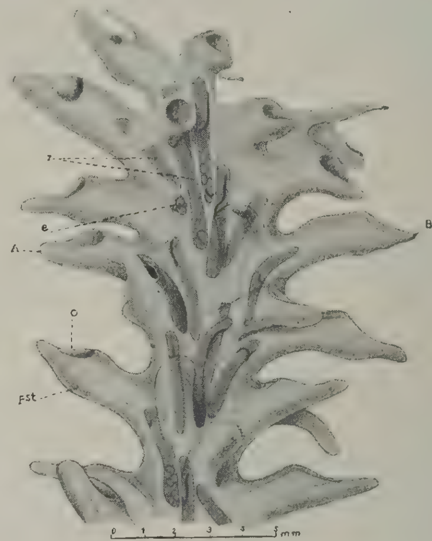
(c) Kolonien, ähnlich den Korallen-Stöcken, die jeweils von einem einzigen Tiere ausgehen und zeitlebens — durch den ganzen Stock hindurch — den Zusammenhang der einzelnen Tiere aufrecht erhalten, bilden die Bryozoa, und zwar *die Lophopoda* sowohl wie *die Stelmatopoda*, und unter den Pterobranchia die Arten der Gattung *Rhabdopleura* Allman (Figur 3, 4 und 8). — *Cristatella* Cuvier unter den Süßwasser-Bryozoen bildet kriechende Kolonien. *Alle übrigen Kolonien* sind festgewachsen. — Der Wuchs-Form nach erscheinen die Kolonien — ob moosförmig, krustenartig, geweihähnlich, knollig, schlicht fadenartig oder wie zu feinen Netzen verwebt — in den typischen äußeren Umrissen, die festsitzende wachsende Organismen durch die Wirkung von Wasser- und Wind-Wellen erhalten. — Um über die Menge der Tiere, die zu einer Kolonie

gehören können, eine Vorstellung zu geben, sei nur diese eine Zahl genannt: ein *Flustra-Stock* aus Rovigno, von 13 Gramm Gewicht, war aus $1^1/_3$ Millionen Tierchen zusammengesetzt.

(d) Eigene Formen von Kolonien entwickeln die Cephalodiscidae. Bei *Cephalodiscus* Mac Intosh wohnt jedes Tier, für sich selbständig, in einem allen gemeinsamen Gehäuse (Figur 16, 17). »Vielleicht macht *Cephalodiscus sibogae* hierin eine Ausnahme, indem die Tiere immer körperlich miteinander verbunden bleiben. Auch *Cephalodiscus gracilis* zeigt (nach Harmer) (Figur 18)



Figur 16.



Figur 17.

Figur 16. Oligomera: Pterobranchia (Cephalodiscidae). — *Cephalodiscus* (*Demiothecia*) *dodecalophus* Mac Intosh: *Teil eines Gehäuses.* (*b*, *c*) Öffnungen des Gehäuses; (*d*, *e*) peristomiale Filamente vor den Öffnungen, Dorne; (*a*) Dorn mit abgebrochener Spitze. (Nach Harmer 1905)

Figur 17. Oligomera: Pterobranchia (Cephalodiscidae): *Cephalodiscus* (*Idiothecia*) *levinseni* Harmer 1905: *Teil eines Gehäuses, mit Tieren darin.* Der Durchmesser *A—B* mißt 12 Millimeter, das Mündungsstück *B* 4,5 Millimeter. (*z*) Tiere, für jedes ist eine besondere Kammer vorhanden; die verschiedenen Stellungen des Pigmentstreifens in der ventralen Fläche des Kopfschildes deuten die beträchtlichen Verschiedenheiten in der Stellung der Scheibe an; (*e*) Embryonen; (*o*) Öffnung einer Gehäuse-Kammer. — See zwischen Japan und Korea; in 183 Meter Tiefe. (Nach Harmer 1905)

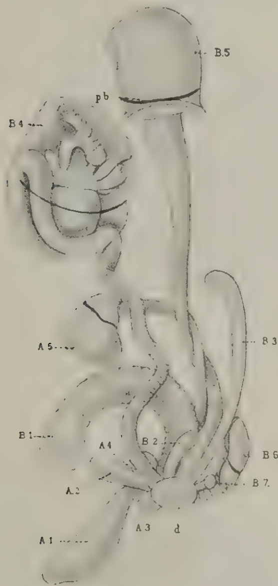
eine Neigung zur Bildung kleiner Ansammlungen von Tieren, welche mit ihren Stielen verbunden bleiben. *Sonst aber lebt jedes Tier ganz getrennt von allen anderen*, und in dieser Hinsicht stimmt *eine Cephalodiscus-Gesellschaft mehr mit einem Insecten-Staat überein*, insbesondere mit einem solchen *niederer Wespen*, zum Beispiel *Belonogaster*, bei der man keine gesonderten Königinnen und Arbeiterinnen antrifft« (van der Horst 1935).

5.

Lebens-bezirk Lebensalter

Alle oligomeren Würmer entfalten sich in der Umgebung, in der sie als reife Tiere leben. Das heißt ihre Larven-Stadien sind *von Natur aus* benthische Formen, wenn die erwachsenen Tiere dem Benthos angehören, pelagische, wenn auch die Alten pelagisch sind.

(a) Sehr deutlich gehen sehr unmittelbar und zugleich auch sehr schnell *die jungen Chaetognatha* in die Form *der reifen Tiere* über. Lebt der erwachsene Wurm, wie *die Spadella der Autoren*, in der Nähe des Meeresgrundes — über Seegras-Wiesen, zwischen Algen, an Steinen — bald sitzend, bald schwimmend, bald kriechend —, so werden die Eier, in deren Hüllen er sich entfaltet, an Algen festgeklebt (Figur 14); lebt der Wurm, wie *Sagitta* Slabber und *Eukrohnia* Ritter-Záhony, freischwebend und -schwimmend in den weiten Räumen der offenen See, so lebt er auch noch als schon sehr vollkommene Larve in den freischwebenden Eiern, die *Sagitta* ins freie Wasser ablegt (Figur 15) und *Eukrohnia* in ganzen Eier-Päckchen auf dem Rücken herumträgt. *Sitzende Sagittoidea* kommen aus sitzenden Eiern, *schwebende* aus schwebenden: *die Jungen* und *die Alten* haben den gleichen Lebensbezirk.



Figur 18.



Figur 19.

Figur 18. Oligomera: Pterobranchia (Cephalodiscidae). — *Cephalodiscus* (*Demiothecia*) *gracilis* Harmer 1905: *Gruppe von Knospen.* 2 knospende Systeme — ***A*** und ***B*** — sind gleichzeitig in Bildung begriffen; die Bezifferung zeigt das ungefähre relative Alter der Individuen an. Das System ***A*** besteht aus 4 degenerierten Stielen (*A. 1—4*), und einer Knospe (*A. 5*) mit 2 Armen (nicht gezeichnet). — Das System ***B*** besteht aus einer basalen Scheibe (*d.*), die zu den degenerierten Stielen *B.1* gehört; (*B.2, 3*) sind auch degenerierte Stiele; (*B.4*) zeigt schon 5 rechte Arme und 3 linke; (*B.5*) ist von der Bauchseite zu sehen und hat 2 hier nicht sichtbare Arme auf der rechten Seite; (*B.6*) hat ein einziges Paar von Armen, als kugelige Knöpfe angedeutet; (*B.7*) hat soeben ihr Protosom gebildet. — Ostküste von Borneo. (Nach Harmer 1905)

Figur 19. Oligomera: Enteropneusta. — *Dolichoglossus kowalevskyi* A. Agassiz: *junges, durch direkte Entwickelung* — ohne Tornaria — *entstandenes Tier, mit 5 Paar Kiemen.* Von der Seite. Sobald sich in dem handtief im Boden lebenden Tierchen die 1ten Kiemen-Spalten zeigen, streckt sich die Eichel und der ganze Körper und es beginnt in die obersten Schlammschichten emporzusteigen und der Wimperschopf und der Wimperring verschwinden. Zur gleichen Zeit erscheint am Hinterende des Tieres ein auffallendes Organ in Form einer kleinen Papille mit langen Zilien und vielen Drüsen-Zellen, womit das Tier sich festhalten kann. Auch das vordere Ende der Eichel fungiert als eine Haftscheibe, und mit Hilfe beider Organe kann das Tierchen wie ein Blutegel kriechen. Die Papille erreicht eine ansehnliche Größe und zeigt mehrere Querfurchen. Sie verschwindet wahrscheinlich sehr plötzlich; denn Bateson fand Tierchen gleichen Alters mit 8 Kiemen-Spalten, welche die Papille noch gut ausgebildet hatten oder schon ganz entbehrten. — Davis erwähnt diese Haftpapille bei *Dolichoglossus pusillus* nicht.
(Nach Bateson. Bild und Text aus Bronn-van der Horst 1934). Vergleiche Figur 45.

Larven, die schon im frühesten Alter kriechen und graben, wie es die Alten samt und sonders *ständig* tun, haben *auch* — bisher aber noch nie nach Gebühr beachtet — *die Enteropneusta* (Figur 19, 45).

Derartige früh schon den Alten ähnelnde Junge sind *auch bei den Pterobranchia* zu erwarten, doch erlaubt das wenige bisher darüber bekannt gewordene Material noch kein sicheres Urteil. Immerhin deutet *Cephalodiscus nigrescens* Lankester (in Figur 20, vergleiche auch 21, 22) schon mit größter Deutlichkeit in

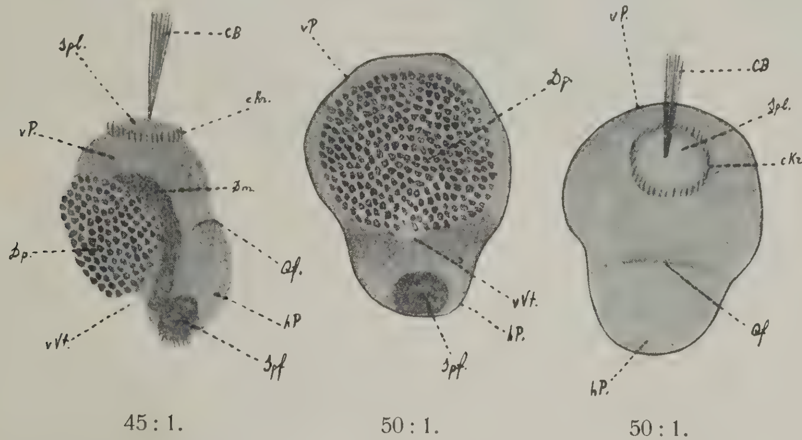


Figur 20. Oligomera: Pterobranchia (Cephalodiscidae). — *Cephalodiscus nigrescens* Lankester. ***1*** *Embryo*, median, längsgeschnitten: zeigt die ventrale Verdickung (*vt*), die Anlage der späteren Rüssel-Scheibe) und (*yg*) die innere Masse von Dotter-Körnchen. — ***2*** *junge Larve*, längsgeschnitten: zeigt die Bildung der Zölom-Höhlen. (*a*) Rüssel; (*arch*) Archenteron; (*cc*) Hals-Höhle; (*cp*) noch ungeteilte Zölom-Tasche, noch mit dem Archenteron verbunden; (*m*) Mund; (*ra*) Anlage des 1 ten Arm-Paares; (*rb*) glänzende Körperchen; (*tc*) Rumpf-Zölom; (*pc*) Rüssel-Zölom. — ***3*** *Larve in etwas älterem Stadium*, in dem der Darmkanal ein gestrecktes Rohr ist und der After am hinteren Ende liegt. (*an*) After; (*pg*) Pigment-Körnchen. — ***4*** *sehr junger Cephalodiscus*, längsgeschnitten. (*b*) Gehirn; (*d*) Notochord; (*al*) Darm-Kanal; (*vp*) Anlage des künftigen Stieles. (Nach C. C. John 1932)

die hier angenommene Richtung, und wahrscheinlich werden auch alle früher bekannt gewordenen Larven-Bilder nur dann richtig gedeutet, wenn man sie als Junge auf dem Wege direkter Entfaltung betrachtet.

Am wenigsten ausgeprägt ist diese Form der Larven in den 3 Ordnungen der Tentaculata. *Bei den Phoronidea, den Bryozoa* und *den Brachiopoda* werden aber künftighin zumindest *alle einer Brutpflege unterworfenen Larven* (Figur 23, 24 und 61; 72 bis 75) darauf zu überprüfen sein, in welchem Maße ihre Form bereits der der Alten angeglichen ist. Erst dann wird man entscheiden können, was *schon junges Tier* und was *nur erst Trochophora* ist.

(b) Die Trochophora, *die bei den wirbellosen Meerestieren weit verbreitete pelagische Larven-Form,* kann auch in den Entfaltungsgang der Scheinwürmer eingeschaltet werden. Trochophora in unserem Sinne ist *jede* aus dem normalen Entfaltungsverlaufe eines benthischen Wurmes *ins Pelagial ausbrechende Larven-Form,* die dem Zwecke dient, Individuum und Art an einem neuen, entlegenen und günstigeren Orte anzusiedeln. Solchen Trochophoren kommt nicht ohne weiteres und durchaus das Merkmal der Höherbildung zu, — eher bleiben



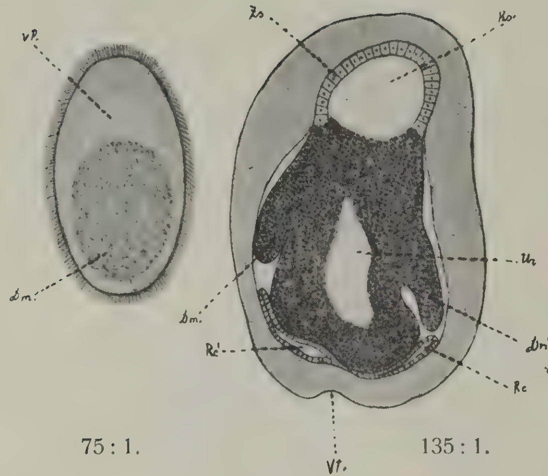
Figur 21. OLIGOMERA: PTEROBRANCHIA (Cephalodiscidae). — *Cephalodiscus* (*Orthoecus*) *indicus* Schepotieff 1909: *die freischwimmende Larve.* Sie hat ein höchst merkwürdiges Aussehen. Sie ist oval, an beiden Seiten schwach abgeplattet und zerfällt deutlich in 2 ungleiche Partien: eine größere, breitere, vordere (*vP.*), und eine kleinere, schmälere, hintere Partie (*hP.*). Beide Partien sind durch eine deutliche dorsale Querfurche (*Qf.*) und durch eine besondere ventrale Einsenkung (*vVt.*) voneinander abgegrenzt.

An der Vorderspitze der Larve, auf der dorsalen Fläche der vorderen Larvenpartie, befindet sich eine kreisförmige Verdickung, an welcher ein Bündel sehr langer, feiner Zilien sitzt (*CB.*), — die Scheitelplatte (*Spl.*) der Larve. Dieselbe ist von einem Kreis kurzer, starrer Zilien umgeben (*cKr.*). Der größte Teil der Ventralfläche der vorderen Larven-Partie, sowie teilweise auch deren beide Seiten, sind stark verdickt und enthalten viele längliche Drüsen-Zellen, die denen im Kopfschilde der entwickelten Tiere vollständig gleich sind: Drüsen-Partie der Larve (*Dp.*). An der schmäleren hinteren Partie befindet sich dicht am Hinterende der Larve eine tiefe, ventrale Einsenkung, welche mit einem Kreis von Zilien umgeben ist und als Saugnapf bezeichnet werden kann (*Spf.*). Im Inneren der Larve ist eine längliche dunklere Masse erkennbar (*Dm.*), die sich vom vorderen Rande des Saugnapfes bis zur Mitte der vorderen Larvenpartie erstreckt.

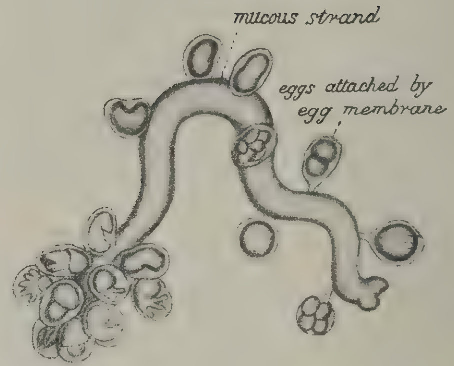
Diese in den Hohlräumen des Gehäuses gefundene Larve »betrachte ich als ein Übergangs-Stadium von der planulaähnlichen zu der pelagischen, freischwimmenden Larve, welche aller Wahrscheinlichkeit nach an die Larven der Bryozoa Ectoprocta erinnert« — und also »äußerlich merkwürdigerweise nicht der Tornaria oder den Echinodermen-Larven« ähnelt. (Text und Bilder nach Schepotieff 1909)

die Trochophoren durch den Einbruch in das weithin die größere Gleichförmigkeit bietende Pelagial um einige Schritte hinter bodenständigen Larven zurück. So legen sie zum Beispiel Organe, die schon der junge Wurm in ganzer Vollendung hat, nur in primitivster Weise, als Organelle an.

Wäre es nicht an der Zeit, die Lehre von der Trochophora neu auszurichten? Wenn ja, so möchten wir vor dem Eintritt in die weitere Erörterung diesen Satz aufstellen: An der Wurzel der Axonia steht als charakterisierende Grundform der Becher, — und zwar ein drehrunder, um eine schlichte Achse herum erzeugter Becher, an der Wurzel der Ebenen-Tiere, Bilateria, steht als charakterisierende Grundform der Ballon, — und zwar ein Ballon mit einer



75 : 1. 135 : 1.



Figur 22. Figur 23.

Figur 22. Oligomera: Pterobranchia (Cephalodiscidae). — *Cephalodiscus* (*Orthoecus*) *indicus* Schepotieff 1909: »*Planula*«-*Larve*, noch in der Ei-Schale gefunden. Die Larve stellt eine längliche Platte dar, deren Oberfläche vollständig mit gleich langen Zilien bedeckt ist. Die vordere Partie der Larve ist durchsichtig (*vP.*); im Innern der hintern Partie tritt eine ovale, dunkle Dottermasse auf (*Dm.*), die sich bis zum hintersten Körperende erstreckt. Am Hinterende, dicht am ventralen Rande, tritt eine schwache Einsenkung in der Larvenwand auf (*Vt.*).

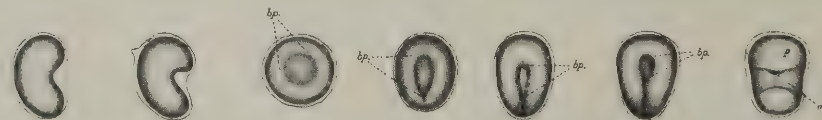
Die dunkle, undurchsichtige Masse der hintern Partie stellt den Urdarm dar, dessen Zellen alle mit Dotter reichlich erfüllt sind (*Ur.*). In dem Urdarme ist ein nur sehr enges Lumen erkennbar. Zwischen der hinteren Partie des Urdarmes und der Larvenwand kann man ein Aggregat von Zellen erkennen, mit einem engen Lumen, wahrscheinlich die Anlage des Rumpf-Zöloms (*Rc′* und *Rc*). In der vorderen Partie des Urdarmes kann man deutlich 2 seitliche Ausstülpungen erkennen, die aus einer soliden Dottermasse bestehen (*Dm*, *Dm′*). Die durchsichtige vordere Partie der Larve ist hohl. Der Hohlraum (unpaarig?) ist mit einer Schicht von platten Zellen ausgekleidet (*Zs*), stellt also ein echtes Zölom dar (*Ksc*). Diese Auskleidung geht ohne scharfe Grenze in die Dottermasse des Urdarmes über.

Wie aus diesen Bildern hervorgeht, entspricht die vordere Höhle dem Kopfschildzölom des entwickelten Tieres, die hintere Höhle dem Rumpfzölom und die beiden seitlichen Fortsätze dem Halsregionzölom.

Die Bildung der Zölome erfolgt bei den Larven von *Cephalodiscus* aus den Enterozölen und entspricht den Verhältnissen bei den Enteropneusta und den Echinoderma.

(Text und Bilder nach Schepotieff 1909)

Figur 23. Oligomera: Phoronidea (Tentaculata). — *Phoronis Buskii* Mac Intosh: *Schleimband mit Embryonen*, im Tentakelträger in der Rinne zwischen den Tentakeln liegend. Die Embryonen sind in dünne Ei-Membranen eingeschlossen, in denen sie sich bis zu beträchtlicher Reife entfalten. (Nach Masterman 1899)



seitliche Ansichten ventrale Ansichten

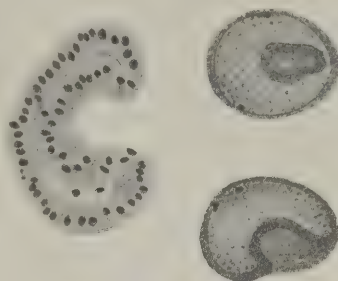


seitliche Ansichten

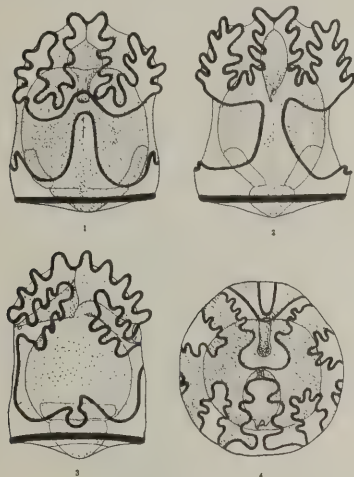
Figur 24. Oligomera: Phoronidea (Tentaculata). — *Phoronis buskii* Mac Intosh: *Embryonen in den Ei-Membranen*. (*bp.*) Blastoporus; (*p.*) präoraler Lappen; (*m.*) Mund; ($t.^1$, $t.^2$, $t.^3$) Tentakel-Paare. (Nach Masterman 1899)

Figur 24.

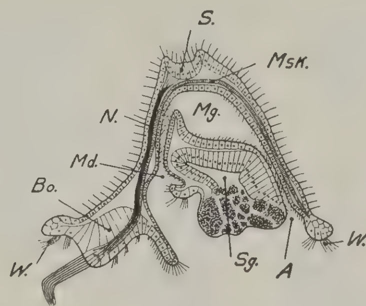
Figur 25. OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis Sabatieri* Roule 1889: *Gastrula mit* erster Andeutung der Bildung des Mesoblasts. 250-fach vergrößert. — *Phoronis Mülleri* Selys 1902 (*Actinotrocha branchiata*): *fortgeschrittenere Gastrula*, von unten, und von der linken Seite gesehen. 200-fach vergrößert. (Nach Marc de Selys-Longchamps 1907)



Figur 25.



Figur 26.



Figur 27.

Figur 26. OLIGOMERA: ENTEROPNEUSTA. — ? *Glossobalanus minutus* Kowalevsky: »*Tornaria krohni*« Stiasny im »*Krohn-Stadium*« (vermutlich dieses Eichelwurmes), das ist in dem bei *allen Tornarien* nachweisbaren Höhepunkte larvalen Lebens mit den typischen Artcharakteren. Aus dem Golfe von Neapel (G. Stiasny 1935). Vordem nur von Messina und aus der Adria bekannt gewesen. — Ventrale Ansicht, ***1***: das präorale Feld reicht bis an die Scheitelplatte, das Mittelfeld ist etwas länger als die benachbarten primären dorsalen Sättel, das orale Feld ist sehr breit, der ventrale Sattel hoch und schmal, das anale Feld ist flach; in der Mitte des ventralen Sattels ist die erste Anlage des ventralen Nervenstranges erkennbar. — Dorsale Ansicht, ***2***: postorales Feld zu einem dünnen Stiel verengert, die lateralen Loben fast gar nicht zu sehen, von dem zirkulären Wimperstreifen geht die Anlage des dorsalen Nervenstranges aus. — Laterale Ansicht, ***3***: ein ungewöhnlich breites orales Feld, vielleicht ein sekundärer (analer) Wimperring vorhanden. — Ansicht des Poles, ***4***: präorales und postorales Feld begegnen sich am Apex, die Scheitelplatte liegt rein apikal; in der apikalen Platte sind die 2 dunkelpurpurnen halbmondförmigen Augen sichtbar. — Der Mitteldarm ist kugelig angeschwollen. Das Hydrozoel (das Eichelzölom) ist ein länglicher, dünner Sack, mit kurzem Ausführgang und kräftiger Muskulatur; *der Hydroporus* liegt links und ganz nahe der kleinen, kugeligen Herzblase. — Über die bei dieser Beschreibung der Oberfläche benutzte Nomenklatur siehe diesen Band, Seite (9) 41, Figur 62. — An der Meeres-Oberfläche gefischt, im März. Vergrößerung ? (Nach Stiasny 1936)

Figur 27. OLIGOMERA: BRYOZOA, GYMNOLAEMA, »Meeres-Bryozoen«. — *Membranipora pilosa* (Pallas) Johnston: *Larve* »*Cyphonautes pilosa* Schneider« *dieser Bryozoen-Art*. Medianer Längsschnitt. Schematisch. (*S.*) Scheitel-Organ; (*W.*) Wimper-Wälle zu beiden Seiten der Wimper-Rinne des birnförmigen Organs (*Bo.*); (*Sg.*) »Saug«-Napf; (*Md.*) Mund; (*Mg.*) Magen; (*A*) After; (*Msk.*) Muskelfasern und (*N.*) Nervenstränge, die das Scheitel-Organ mit dem birnförmigen Organ verbinden. Das birnförmige Organ gehört *der oralen Partie der Larve* an, und liegt dort präoral. Postoral, aber präanal liegt die eingestülpte Basalplatten-Anlage, der »Saug«-Napf. Die orale Larvenhälfte ist — wie auch sonst oft — eingestülpt.

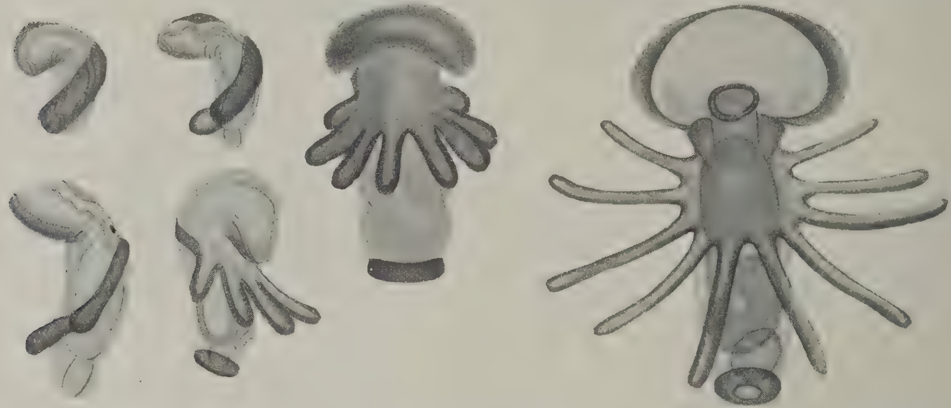
Das retraktile Scheitel-Organ, wohl ein Sinnes-Organ, beherrscht *die aborale, neurale Hälfte der Larve*.

Die Larve schwimmt immer mit dem Scheitel-Organ voran. Die Schalen werden dabei möglichst horizontal gestellt. Beim Aufsuchen der geeigneten Unterlage zum Festsetzen übernimmt das birnförmige Organ die Führung. Der »Saugnapf« ist ein für alle gymnolaemen Larven typisches Organ, er dient zum Festsetzen. Aus dem Frühjahrs-Auftrieb von Villefranche sur mer. (Nach Kupelwieser 1905, aus von Buddenbrock 1933)

Markierung in dem einen der beiden Meridiane, durch die die Richt-Ebene geht (Figur 25).

Den Gedanken weiter zu verfolgen, ist hier nicht der Ort, wie er auch nur anderwärts eingehender begründet werden könnte.

Trochophoren in unserem Sinne haben in wundervollster Durchbildung *die Enteropneusta* in allen ihren als »Tornarien« bezeichneten Larven-Formen (Figur 26, 12). Trochophoren sind auch bereits schon *die jüngsten Stadien* der »Actinotrocha« genannten Larven *der Phoronidea* (Figur 28, 44). Trochophoren kommen in größter Zahl und oft sonderbarer Form *bei den Meeres-Bryozoen* vor (Figur 27). Die aus der Regel fallende Form *vieler* dieser Trochophoren (Figur 72)



Figur 28. Oligomera: Phoronidea. — *Europäische Phoronideen-Larven, »Actinotrochen«*: 1 bis 5, links, *Actinotrocha Sabatieri*, die 4 jüngeren aus dem Etang de Thau bei Cette in Südfrankreich, die ältere aus dem Lac Lucrino bei Neapel; 6, rechts, *Actinotrocha Hatscheki* (Larve von *Phoronis psammophila*?), aus dem kleinen Pantano beim Faro von Messina. — Die dunkelsten Schattierungen deuten die 3 Wimperschnüre an. (Nach Marc de Selys-Longchamps 1907)

— allgemeine Bewimperung, Darmlosigkeit, Beschränkung der Zahl der Wimperkränze und so weiter — geht wohl auf die Art von Parasitismus zurück, der sie, eingetaucht in Nährlösungen und beschützt durch die Wandungen des Brutraums, in dem sie heranwachsen, unterliegen . . .

Zum Schluß sei strenger gesagt, was bisher nur angedeutet war:

(c) Die Larven der Scheinwürmer müssen neu definiert und neu klassifiziert werden. Das ist eine grundlegende Arbeit, zu der es noch nicht an der Zeit ist. Man denke allein an die mühseligen Untersuchungen, die die Tornarien erfordert haben, und mache sich den Sinn der Forderung klar, daß *allein 2500 Bryozoen-Arten* auf ihre Larven hin zu befragen sind.

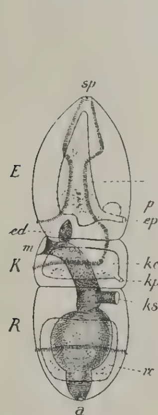
6.

Vorderleib Mittelleib Hinterleib

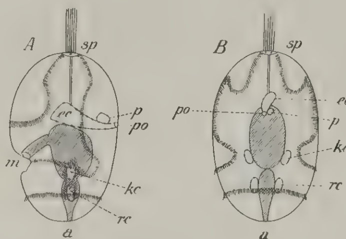
Alle oligomeren Würmer haben 3-gliederige Körper: sie bestehen aus Vorderleib, Mittelleib und Hinterleib, — Prosoma, Mesosoma und Metasoma, — oder, bildhafter gesprochen, aus Rüssel, Hals und Rumpf, — Proboscis, Collare und Truncus (Figur 9, 35, 37, 42).

Diese 3-Gliederigkeit ist auch schon im Körper *des jungen Wurmes*, ja bereits in *dem der Larve* angedeutet (Figur 29, 30, 31; 24; 22; 21; 20).

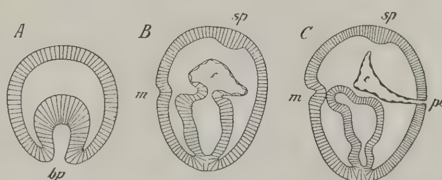
(a) *Bei den Tentaculata* heißt der Vorderleib gewöhnlich Epistom und erscheint lediglich als ein mützenschildförmiger Schutz über *und vor* der weiten Mundbucht (dem Atrium oder Vestibulum). *Nur die Meeres-Bryozoen* haben *als erwachsene Tiere* kein Epistom. (Figur 32, 33 und 34).



Figur 29.



Figur 30.

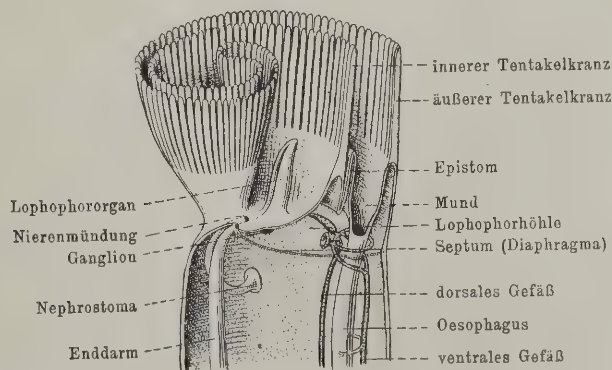


Figur 31.

Figur 29. Oligomera: Enteropneusta. — *Balanoglossus: Übergang von der Tornaria* (Figur 26) *in den jungen Balanoglossus.* Schema, im Anschlusse an Morgan entworfen. (*a*) After; (*E*) Eichel-Region; (*ec*) Eichel-Zölom; (*ed*) Eicheldarm-Divertikel, sogenannter Notochord; (*ep*) Eichel-Porus; (*K*) Kragen-Region; (*kc*) Kragen-Zölom; (*kp*) Kragen-Porus; (*ks*) erste angelegte Kiemenspalte; (*m*) Mund; (*p*) Perikardialsäckchen; (*R*) Rumpf-Region; (*rc*) Rumpf-Zölom; (*sp*) Scheitelplatte. — Über die *3 Wimperschnüre* siehe die Legenden zu Figur 26 und 30. (Nach Karl Heider 1913)

Figur 30. Oligomera: Enteropneusta. — *Tornaria*, die freischwimmende Larve eines Enteropneusten. Schematisch. *A* Ansicht von der linken Körperseite, *B* Ansicht vom Rücken. (*m*) Mund; (*a*) After; (*sp*) Scheitel-Platte; (*ec*) Eichel-Zölom; (*po*) Mündung des Eichel-Zöloms, nach außen: Rücken-Porus oder Rücken-Pforte; (*p*) Perikardialsäckchen; (*kc*) Kragen-Zölom; (*rc*) Rumpf-Zölom. — Auf der Oberfläche des Körpers verlaufen 3 Wimperschnüre: *eine* auf der Partie zwischen Mund und Scheitelplatte, *eine zweite* auf der Partie hinter der Scheitelplatte und hinter dem Munde, *und eine dritte* um den After herum. (Nach Karl Heider 1913)

Figur 31. Oligomera: Enteropneusta. — *Balanoglossus: 3 Stadien der Entwickelung.* Schematische Medianschnitte, von der linken Körperseite betrachtet. ***A*** *Gastrula-Stadium,* ***B*** *Abschnürung des Eichel-Zöloms,* ***C*** *Bildung des Rücken-Porus, der Rücken-Pforte.* (*bp*) Blastoporus; *c*) Eichel-Zölom; (*m*) Mundbucht; (*po*) Rücken-Porus; (*sp*) Scheitelplatte. (Nach Karl Heider 1913)

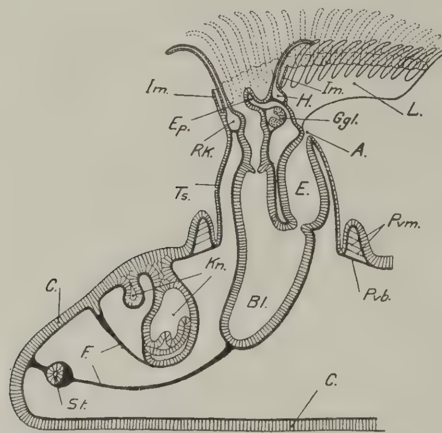


Figur 32. Oligomera: Phoronidea. — *Phoronis*: Schema des *Vorderleibes, Mittelleibes* und vorderen Teiles des *Hinterleibes.* (Nach Delage & Hérouard 1897, aus Ziegler 1898)

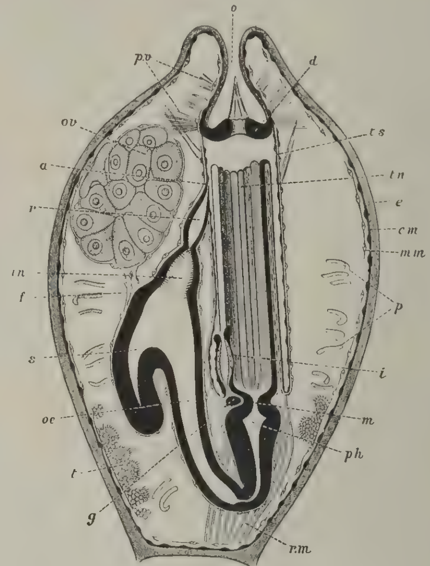
Im Bereiche der Branchiotrema heißt der Vorderleib Kopfschild *bei den Pterobranchia* (Figur 9, 35) und Eichel *bei den Enteropneusta* (Figur 36).

Welcher Körperteil aber sollte *bei den Sagittoidea* der Vorderleib sein? Es ist lediglich der mit den Vorder- und Hinterzähnen ausgestattete über *und vor* der weiten Mundbucht liegende keilförmige Teil des »Kopfes« (Figur 38).

(b) *Bei den Tentaculata* ist der Mittelleib der unten (ventral) mit der weiten Öffnung der Mundbucht und *hinter* der Mundbucht rings um den ganzen Hals herum mit einem Kranze von Tentakeln behängte Körper-Abschnitt (Figur 39; 28).



Figur 33.



Figur 34.

Figur 33. Oligomera: Lophopoda, »Süßwasser-Bryozoen«. — *Cristatella*: *Schema einer phylactolämen Bryozoe.* (*A.*) After; (*Bl.*) Blindsack des Magens; (*C.*) Cystidwand; (*E.*) Enddarm; (*Ep.*) Epistom; (*F.*) Funiculus; (*Ggl.*) Ganglion; (*H.*) sogenannte Harnblase; (*Im.*) Intertentakularmembran; (*Kn.*) Knospen; (*L.*) Lophophor; (*Pvm.*) Parietovaginalmuskeln; (*Pvb.*) Parietovaginalbänder; (*Rk.*) Ringkanal; (*St.*) Statoblast; (*T.*) Tentakelscheide. (Kombiniert nach Braem und Cori, durch v. Buddenbrock 1933)

Figur 34. Oligomera: Bryozoa, Gymnolaema, »Meeres-Bryozoen«. — *Alcyonidium albidum* Alder: *Bau eines einzelnen Zoöziums,* mit seinem zurückgezogenen *Polypid.* Schematisch. (*a*) After; (*b*) Diaphragma; (*e*) Ektozyste; (*em*) Ektoderm; (*f*) Funiculus; (*g*) Ganglion; (*i*) Intertentakulares Organ; (*in*) Enddarm, bewimpert; (*m*) Mund; (*mm*) Mesoderm der Körperwand; (*o*) Orificium; (*oe*) Ösophagus; (*ov*) Ovarium; (*p*) Parietalmuskel; (*ph*) Pharynx; (*p.v*) Parietovaginalmuskel; (*r*) Rectum; (*r.m*) Retraktor, kontrahiert; (*s*) Magen; (*t*) Hoden; (*tn*) Tentakel; (*ts*) Tentakelscheide oder Kamptoderm. — Banyuls-sur-Mer. (Nach Prouho 1892, aus Harmer 1896)

Bei den Pterobranchia enthält der Mittelleib gleicherweise unten (ventral) die weitgeöffnete Mundbucht, aber doch nur hinter *und über* der Mundbucht Tentakeln, und zwar in Form einiger Büschel (Figur 35).

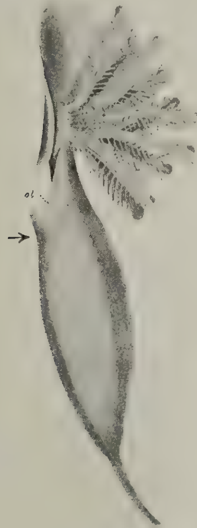
Bei den Sagittoidea gehören zum Mittelleibe unten (ventral) die weite Öffnung der Mundbucht und die hinter der Mundbucht und *seitlich über ihr* eingelenkten Systeme borstenartiger Tentakel (Figur 38).

Inwiefern aber sollten letzten Endes *auch die Enteropneusta* mit Mundbucht und Tentakeln ausgestattet sein? Die Eichelwürmer haben unten (ventral), das ist bekannt, eine stets weit offenstehende Mundbucht und *hinter* der Mundbucht, rings um den ganzen Hals herum einen einzigen Kranz von — sagen wir vorläufig

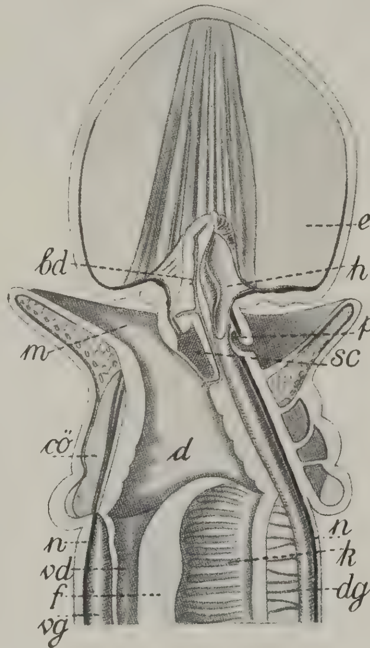
einmal — unendlich vielen und unendlich dicht aneinander gedrängten Tentakeln (Figur 36, 40 und 41); *die Eichelwürmer* sind also keineswegs apogonisch.

Wegen der in allen Fällen deutlich durchgeführten Ausstattung der Oligomera mit schnauzbartähnlichen Tentakeln mögen sie Mystacina heißen. Man könnte sie auch samt und sonders Tentaculata nennen.

Anmerkung. Daß dieser Tentakel-Behang bei allen Oligomeren eigentlich aus 2 Hälften besteht, einer rechten und einer linken, soll erst später ins Auge gefaßt werden, vorläufig mag er noch als Einheit aufgefaßt werden.



Figur 35.



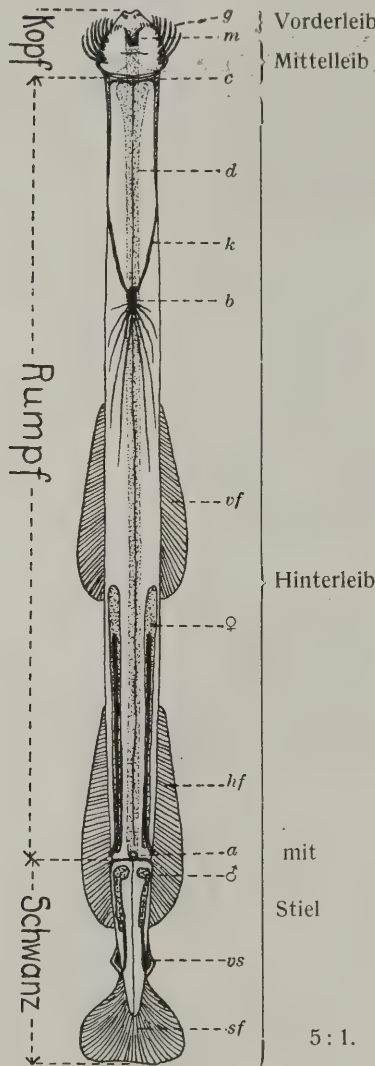
Figur 36.

Figur 35. OLIGOMERA: PTEROBRANCHIA (Cephalodiscidae). — *Cephalodiscus* (*Demiothecia*) *inaequatus* Andersson. Habitusbild. Das Tier ist bedeutend ausgestreckt dargestellt, um die Orallamelle (*ol*) in annähernd natürlicher Lage zu zeigen. Der *Pfeil* an der ventralen Seite, hinter der Orallamelle, gibt annähernd die Grenze zwischen der 2ten und 3ten Körper-Region an. Mit van Wijhe 1906 seien die 3 verschiedenen Körper-Abteilungen als Protosom, Mesosom und Metasom bezeichnet (die Zölome heißen dementsprechend Proto-, Meso- und Metazöl). Andere Benennungen sind Proboscis, Kragen und Rumpf oder Protomer, Mesomer, Metamer; das Protosom wird auch Kopfschild genannt.

Das Protosom ist in dorsoventraler Richtung zu einer präoralen Kriechscheibe abgeplattet. Von der dorsalen Seite des Mesosoms gehen 5 Paare tentakeltragender Arme aus (zwischen deren Basen das zentrale Nervensystem im Ektoderm ausgebildet ist). Der Mund liegt ventral, auf der Grenze zwischen Proto- und Mesosom, der 2ten Körperpartie angehörig. Von der Basis des hinteren Arm-Paares beginnt jederseits an der Körperwand des Mesosoms eine Falte, die nach hinten und unten weitergeht und sich hinter dem Munde zusammenschließt, die Orallamelle. Der mit dem Munde beginnende Ernährungskanal liegt im Metasom, ist U-förmig gekrümmt und endet *dorsal* auf dem Metasom, an der Grenze der 2ten Region. Das Metasom ist nach hinten zu einem dünnen Stiel verlängert, der am äußersten Ende mit einer Saugscheibe versehen ist, womit sich das Tier an dem Gehäuse, in und an dem es lebt, festhält. Nur der proximale Teil des Stieles ist hier gezeichnet. (Nach Andersson 1907)

Figur 36. OLIGOMERA: ENTEROPNEUSTA. — *Ptychodera minuta*: *Eichel, Kragen und vorderstes Stück des Wurmkörpers*. (*e*) Eichel; (*m*) Mund; (*d*) Vorderdarm; (*k*) Kiemenspalten; (*f*) Anschnitt der rechten Längsfalte, die die beiden Darmteile trennt; (*vd*) unterer, die Nahrung befördernder Darmteil; (*bd*) Darmblindsack; (*h*) Herz; (*dg*) dorsales (rückenständiges), (*vg*) ventrales (bauchständiges) Blutgefäß; (*n*) Nervenstränge; (*cö*) Kragen-Leibeshöhle; (*sc*) Skelett-Teile zur Stützung der Eichel; (*p*) Öffnung in die Eichel-Höhle [Eichel-Porus, Eichel-Pforte]. — Natürliche Größe 1 Zentimeter. (Nach Spengel, aus Konrad Guenther 1912)

(c) *Bei den Tentaculata* ist der Hinterleib der ganze sackartige, von einem U-förmig gekrümmten Darme, dessen After »oben« liegt, durchsetzte letzte Körper-Abschnitt (Figur 34, 33, 32, 27); *nur bei Brachiopoda* kann das Darmrohr in Form und Lage etwas abändern (Figur 48, 49).



Figur 37.

Auch die Pterobranchia haben solche sackförmigen Hinterleiber mit U-förmig gekrümmten Därmen (Figur 8 und 42).

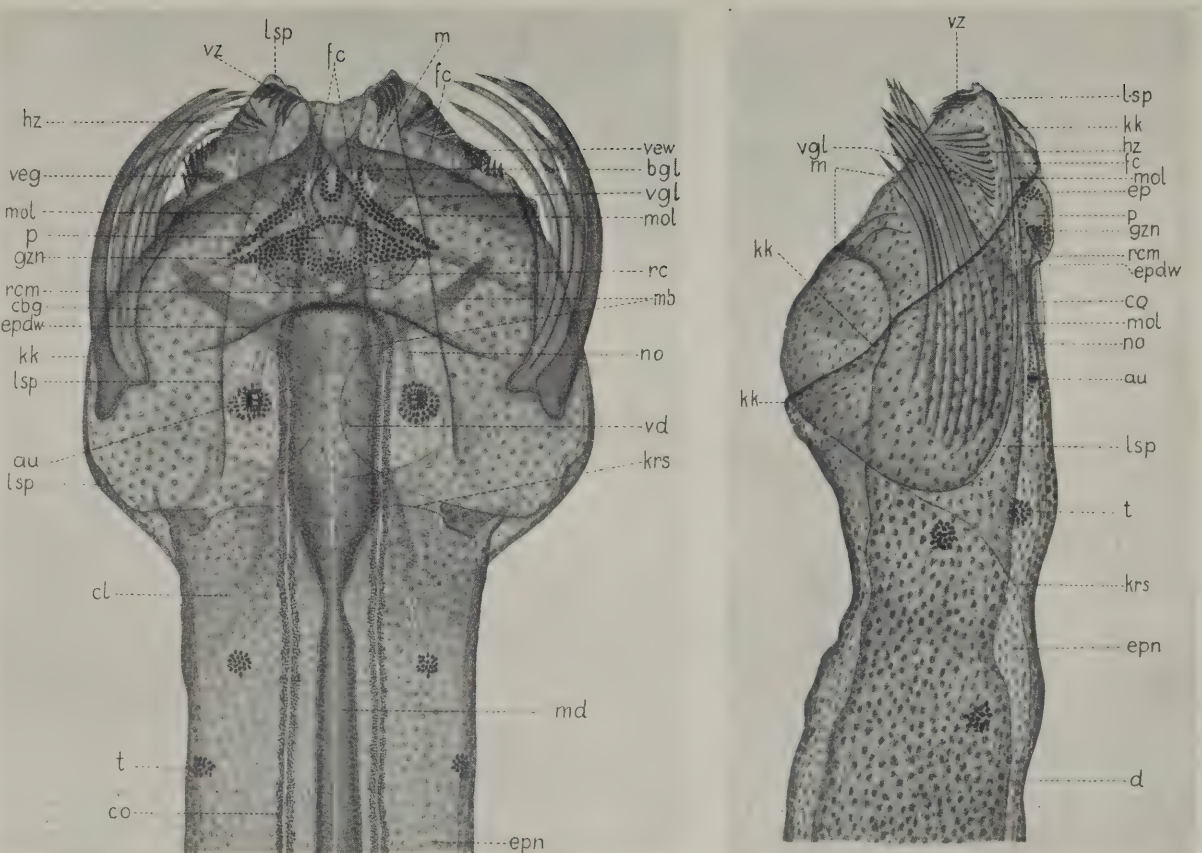
Bei den Sagittoidea wird der Hinterleib von dem pfeilschaftförmigen Stück des Körpers gebildet, das vorn mit einer Kapuze, die über den ganzen »Kopf« gestülpt werden kann, beginnt und ganz »hinten«, mit »Schwanz« und »Schwanzflosse« endet. Die Kapuze, »Kopfkappe« genannt, sei von nun an als Kragen bezeichnet, da sie den mittleren Körper-Abschnitt, den Hals, wie ein Kragen umgibt (Figur 37, 38).

Schon die Brachiopoda haben einen solchen Kragen, eine sehr weite Falte des Hinterleibes, die nach vorn über Hals und Rüssel gestülpt ist und an der Bildung der beiden Schutz-Schilde teilnimmt. Ehedem nannte man diesen Kragen Mantel, und dachte dabei *an die Muscheln*, wie man die Schilde *Schalen* nannte.

Figur 37. OLIGOMERA: CHAETOGNATHA (Sagittoidea). — *Sagitta elegans elegans* Verrill. Von der Ventralseite. (*a*) After; (*b*) Bauchganglion; (*c*) Collerette, eine Verdickung des Körper-Epithels am Übergang zwischen Kopf und Rumpf, dem »Halsteil« der Autoren; hier findet man sehr große, oft polygonal abgeplattete Epithel-Zellen, die häufig sogar in mehreren Schichten auftreten; (*d*) Darm; (*g*) Greifhaken; (*hf*) Hinterflosse; (*k*) Hauptkonnektive; (*m*) Mund; (*sf*) Schwanzflosse; (*vf*) Vorderflosse; (*vs*) Samenblasen. (Nach von Ritter-Záhony, durch Kuhl 1928 verändert.) — Die Bezeichnungen an der rechten Seite sind vom Herausgeber hinzugefügt und geben dessen Anschauungen wieder.

Die früheste Andeutung eines Kragens findet sich *bei den Süßwasser-Bryozoen* (Figur 73, 74, 75), wo er vorübergehend *in der Ontogenie der bewimperten Larve* auftritt, — und wieder verschwindet, sobald er die Aufgabe erfüllt hat, die freischwimmende Larve zum Festsitzen gebracht zu haben.

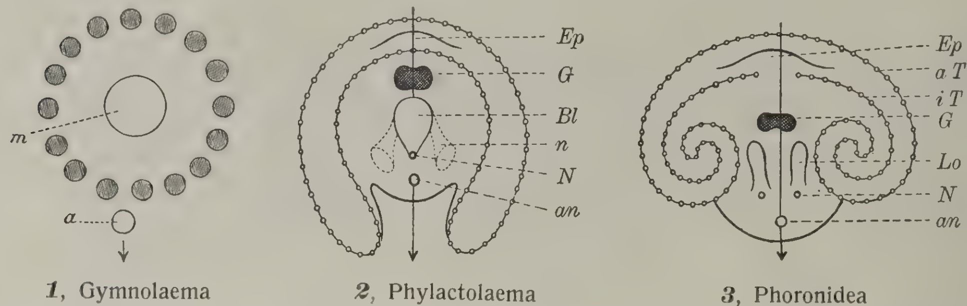
Völlig gerade ausgestreckt liegt der Darm im Hinterleibe sowohl *der Sagittoidea* wie *der Enteropneusta*; nur endet er bei den Pfeilwürmern schon »hinten« ventral, kurz bevor das anscheinend äußerste Ende des Körpers, der Schwanz, beginnt (Figur 37), und läuft nur bei den Eichelwürmern bis zu einem deutlich und zweifellos terminal liegenden quergeschlitzten After (Figur 10). Der immer



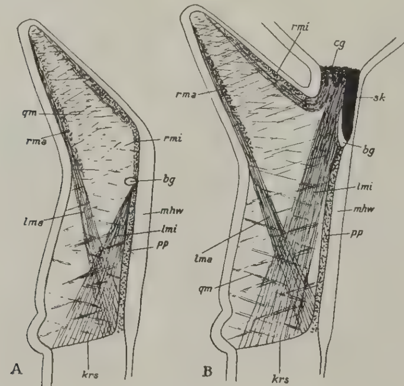
Figur 38.

Figur 38. OLIGOMERA: CHAETOGNATHA (Sagittoidea). — *Sagitta setosa* Johannes Müller: *Kopf und Hals* (*Collerette*). — Darstellung der am gut fixierten Totalpräparat ohne besondere Präparationsmethode erkennbaren Organe. — Greifhaken mäßig gespreizt. — 116-fach vergrößert. — (*au*) Auge; (*bgl*) Bukkalganglion; (*cbg*) Kommissur zum Bauchganglion; (*cl*) Collerette; (*co*) dorsale Flimmerschlinge, Corona ciliata; (*d*) Darm; (*ep*) Epidermis; (*epn*) Kern einer Epidermis-Zelle; (*epdw*) dorsaler Wulst der Epidermis; (*fc*) Frontalkommissur; (*gh*) Gehirn; (*gzn*) Kern einer Ganglien-Zelle; (*hz*) Hinter-Zähne; (*kk*) Kopf-Kappe, Praeputium; (*krs*) Septum zwischen Kopf und Rumpf; (*lsp*) Lateralspange; (*m*) Mund; (*mol*) Musculus obliquus capitis longus, nach von Ritter-Záhony; (*md*) Mitteldarm; (*mb*) Musculus bicornis; (*no*) Nervus opticus; (*p*) Punkt-Substanz; (*rc*) Retrozerebralorgan; (*rcm*) dorsale Mündung des Retrozerebralorgans; (*t*) Tast-Organ; (*vd*) Vorderdarm; (*veg*) Vestibulargrube; (*vew*) Vestibularwulst; (*vgl*) Vestibularganglion; (*vz*) Vorder-Zähne.
(Nach Kuhl 1923)

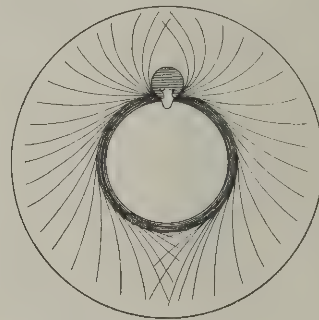
sehr lange, völlig gerade, schlechthin wurmförmige Hinterleib der Enteropneusten ist auf seinem Verlaufe hier und da durch Reihen von Kiemen-Poren, Geschlechts-Öffnungen und durchscheinende Leber-Säckchen ausgezeichnet.



Figur 39. Oligomera: Tentaculata. — *Schemata der Hals-Region der Bryozoa und Phoronidea.* (*a*) und (*an*) After; (*aT*) äußere Reihe der Tentakel; (*Bl*) Blase vor der gemeinsamen Ausmündung der Nephridien (*n*); (*Ep*) Epistom; (*G*) Gehirn; (*iT*) innere Reihe der Tentakel; (*L*) Lophophor-Organ; (*N*) Mündungen der Nephridien; (*m*) Mundbucht. — Vergleiche die Figuren 32, 33 und 34. — (*1* nach Harmer 1896, *2* und *3* nach Ziegler 1898.) — Die Pfeile deuten die Richt-Ebenen und damit rechten und linken Arm, rechten und linken Tentakelträger und so weiter an.



Figur 40.



Figur 41.

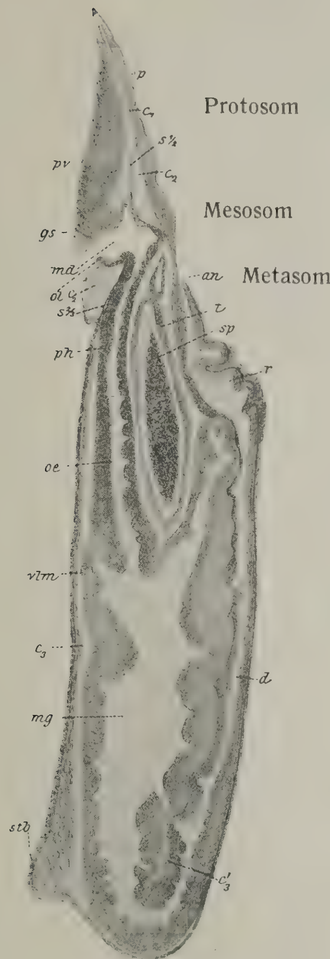
Figur 40. Oligomera: Enteropneusta. — *Längsschnitte des Kragens einer Ptychoderide zur Darstellung der Muskulatur.* Schematisch. ***A*** ventrolateral, ***B*** dorsolateral. (*bg*) Blutgefäß; (*cg*) chondroides Gewebe; (*krs*) Kragen-Rumpfseptum; (*lma*) äußere Längsmuskulatur; (*mhw*) Mundhöhlenwand; (*pp*) Peripharyngealhöhle; (*qm*) Quermuskulatur; (*rma*) äußere Ringmuskulatur; (*rmi*) innere Ringmuskulatur; (*sk*) Eichelskelett; (*lmi*) innere Längsmuskulatur. (Nach van der Horst in Bronns Klassen und Ordnungen 1927)

Figur 41. Oligomera: Enteropneusta. — *Schema der Anordnung der Muskulatur der Vorderfläche des Kragens der Enteropneusten.* In den beiden Zipfeln, welche das Kragenzölom in den Eichelhals beiderseits des Skeletts vorstülpt, liegt ein dicker Büschel von Muskelfasern, welche von dem chondroiden Gewebe und dem vorderen Teil der Skelettflügel entspringen. Diese Fasern strahlen fächerförmig aus entlang der Vorderfläche des Kragens und heften sich hier der Grenzmembran an. Die am meisten dorsal oder ventral verlaufenden Fasern überschreiten in der Regel die entsprechende Mittellinie und durchflechten sich mit denen der anderen Seite. Auf Längsschnitten scheinen diese Fasern eine der Epidermis der Vorderfläche des Kragens anliegende Längsmuskelschicht zu bilden. An ihrer Außenseite liegt die innere Ringmuskulatur, soweit diese sich wenigstens an der Vorderwand hinaufzieht. (Nach van der Horst in Bronn 1927)

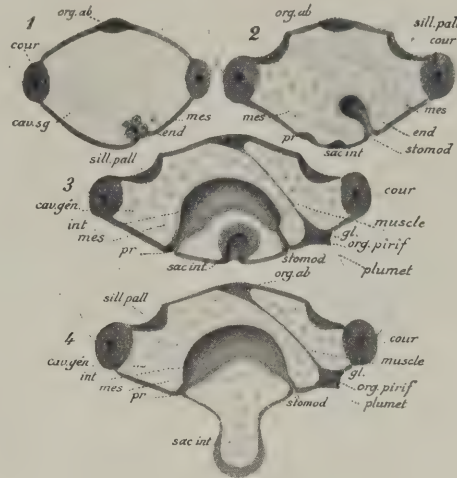
7.

Stiel am Hinterleibe

Alle oligomeren Würmer sind am Hinterleibe durch einen Stiel ausgezeichnet. Der Stiel ist in seiner vollkommensten Ausgestaltung ein dünner, dehnbarer Schlauch, der sich an der Bauchseite des Hinterleibes aus



Figur 42. 30 : 1.



Figur 43. Oligomera: Bryozoa Gymnolaema, »Meeres-Bryozoen«. — *Larve einer ectoprocten Bryozoe* in 4 aufeinanderfolgenden Stadien: ***1*** Sterrogastrula; ***2*** die Mantelfurche hat sich gebildet und die inneren Organe legen sich an; ***3*** die inneren Organe haben sich gebildet; ***4*** nach der Ausstülpung des internen Sackes, die sich — *in einem weiteren Stadium* — zu einer Haftscheibe abflacht. (*cav.gen.*) allgemeine Körper-Höhle; (*cav.sg*) Blastozöl; (*cour*) Wimperkranz; (*end*) Entoderm; (*gl*) drüsige Zellen des birnförmigen Organs; (*int*) Darm; (*mes*) Mesoderm; (*muscle*) muskulärer Strang zwischen dem Scheitel-Organ und dem birnförmigen Organ; (*org.ab*) Scheitel-Organ; (*org.pirif*) birnförmiges Organ; (*plumet*) Wimperschopf an dem birnförmigen Organ; (*pr*) Afterdarm, proktale Einstülpung; (*sac.int*) ventrale Einstülpung; (*sill.pall*) Mantel-Furche; (*stomod*) Munddarm, Stomodaeum.

(Nach Delage & Hérouard 1897)

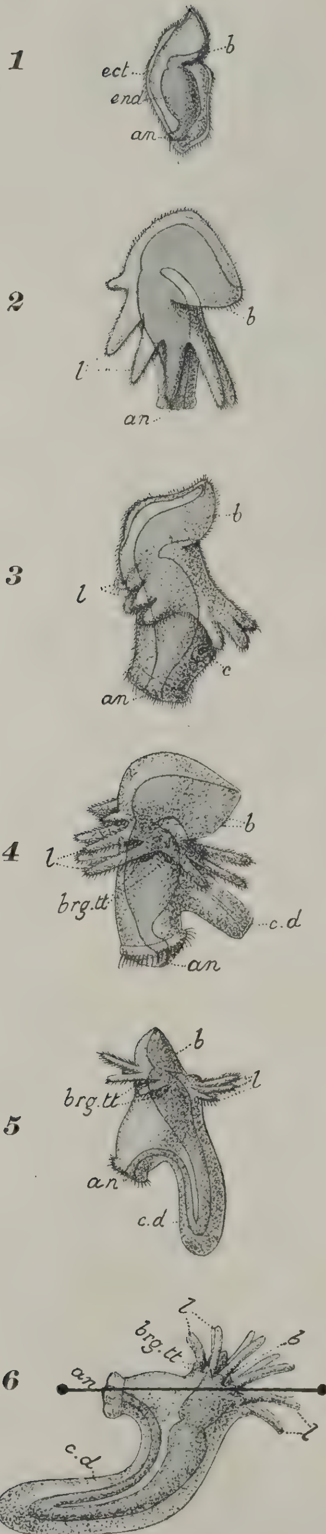
Figur 42. Oligomera: Pterobranchia (Cephalodiscidae). — *Cephalodiscus* (*Orthoecus*) *rarus* Andersson 1907. Medianer Sagittalschnitt, aus 3 Schnitten kombiniert. Das Protosom (*p*) ist doch nicht median geschnitten. Ein Hode (*t*), mit Sperma gefüllt (*sp*), ist teilweise getroffen. Ein Strich gibt die Grenze zwischen Pharynx und Ösophagus an. Man sieht vor der Biegung des Ernährungskanals den spaltförmigen Teil des Metazöls (c'_3). — Protosom (*p*): (c_1) Protozöl; (*pv*) ventrale Wandung des Protosoms, Kriechscheibe; (*gs*) gelbroter Streifen der ventralen Protosom-Wandung; ($s^1/_2$) Querseptum zwischen Proto- und Mesozöl. — Mesosom: (c_2) Mesozöl; (*md*) Mund; (*ol*) Orallamelle; ($s^2/_3$) Querseptum zwischen Meso- und Metazöl. — Metasom: (*ph*) Pharynx; (*oe*) Ösophagus; (*vlm*) ventrale Längsmuskeln des Metasoms; (c_3) Metazöl; (*mg*) Magen; (*stb*) Anfang des Stieles, mit der Längsmuskulatur; (c'_3) Zölom zwischen den Darmschlingen; (*d*) Dünndarm; (*r*) Rectum; (*an*) Anus; (*t*) Hode mit (*sp*) Sperma.

(Nach Andersson 1907)

den Schichten der Leibeswand wie der Leibeshöhle zugleich entfaltet und sich mit seinem freien Ende wie mit einer Haftscheibe festsetzen kann (Figur 9); ein Stiel in einfachster Form hat alle diese Eigenschaften bis auf die Dehnbarkeit und die Haftscheibe (Figur 1, 2).

Der Stiel ist ein derartig wichtiges Organ für die Scheinwürmer, daß er immer schon sehr früh in der Ontogenie erscheint (Figur 21, 22, 78; 19, 20; 27; 44).

Sehr deutlich und typisch bildet sich der Stiel an der Bauchseite *einer freischwimmenden Stelmatopoden-Larve* (Figur 43 *sac*; *int*.) heraus. Dort taucht



Figur 44.

1 Junger Embryo, bewimpert.

2 Vor dem Munde ein großer Lappen; in der Mitte rings um den Körper herum eine Reihe ektodermaler Verdickungen, Loben, mit Wimpern; das hintere Ende wächst konisch aus. — Die Larve schlüpft aus und schwimmt frei umher: *Actinotrocha*.

3 An der Bauchseite entsteht eine Einstülpung gegen das Darmrohr hin. Ein Wimperring vor dem After entsteht, und auch sonst nimmt die Bewimperung zu.

4 Die Larve sinkt zu Boden, denn die Bewimperung nimmt ab. Die Einstülpung stülpt sich nach außen wie ein Handschuhfinger um und zieht, *5*, eine Eingeweideschlinge nach sich. Unter den Loben erscheinen die Knospen der künftigen Tentakel. *6* Diese Tentakel-Knospen gewinnen an Freiheit durch Aufstreifen der alten Loben.

[— Die durch Mund und After gelegte geknöpfte Waagerechte ist die Normale, nach der wir das Tier orientieren. —]

(*an*) After; (*b*) Mund; (*brg.tt*) Knospen der künftigen Tentakel unter den bewimperten Loben erscheinend; (*c*) Einstülpung des Eingeweidesackes; (*cd*) Blindsack mit Eingeweide; (*ect*) Ektoderm; (*end*) Entoderm; (*l*) bewimperte Loben.

(Nach Metschnikoff, aus Delage & Hérouard 1897)

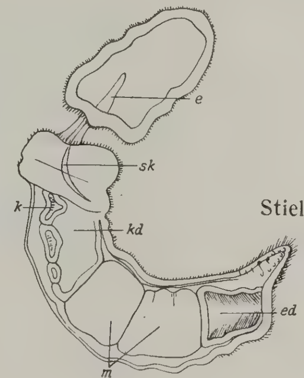
[Mit der Normalen in *6* vergleiche unsere in Figur 59 für *Cephalodiscus* Mac Intosh eingezeichnete Normale.]

Figur 44. Oligomera: Phoronidea. — *Phoronis*: *Entfaltung der Larve.*

er, zwischen Mund- und After-Öffnung, zuerst als eine Einstülpung in den Leib auf, stülpt sich alsdann aber energisch nach außen um, so daß er wie der Klöppel einer Glocke an der Larve hängt und plattet sich in dem Augenblicke, wo sich die Larve für immer festzusetzen wünscht, an dem freien Ende ab.

Ganz ähnlich bildet sich der Stiel *an der Actinotrocha einer Phoronis* (Figur 44). Auch hier erscheint er zuerst als eine tiefe Einstülpung, endet aber schon vor der Ausbildung einer Haftscheibe. Da *die Phoronis* in Köchern lebt (Figur 1) und darin rein mit Hilfe der Seiten des Hautmuskelschlauches auf- und niedersteigt, braucht sie keine Haftscheibe — und auch schon keinen lang ausgezogenen Stiel.

Figur 45. Oligomera: Enteropneusta. — *Dolichoglossus kowalevskyi* A. Agassiz: *junges, durch direkte Entwickelung* — also ohne Tornaria-Stadien — *entstandenes Tier mit 3 Paar Kiemen.* (*e*) Eichel-Darm; (*ed*) Enddarm; (*k*) Kiemen; (*kd*) Kiemen-Darm; (*m*) Magen; (*sk*) durchscheinende Skelettschenkel. — Bei dieser Art mit ihrer *direkten Entwickelung* verläuft die Ausbildung des Darmkanales selbstverständlich in anderer Weise als bei den Enteropneusten, die ein *Tornaria-Stadium* durchlaufen (Figur 26). Nach dem Durchbruch der ersten Kiemen besteht der Darm aus 3 Regionen, nämlich der Kiemen-Region, einem 2ten Teile, den wir hier im Anschluß an *die Tornaria* Magen nennen werden, da es nicht bekannt ist, welche Regionen des Darmes des erwachsenen Tieres daraus hervorgehen (vielleicht sind es der Ösophagus und der Leberdarm), und einem 3ten Teil, dem Enddarm. (Nach Bateson. Text und Bild aus Bronn—van der Horst 1934.) [— Der in der Figur 19 als *Papille* bezeichnete Anhang der Bauchseite wird hier von uns als *Stiel* bezeichnet: er ist der Stolo, Stiel *der übrigen Oligomera,* der bei *den Enteropneusta* freilich nur vorübergehnd in dieser charakteristischen Form auftritt, und bei anderen Arten und Gattungen nur noch als Ausbildung ventraler Muskelbänder (Figur 47) auftritt. —]



Figur 45.

Der Stiel von *Rhabdopleura* Allman setzt sich tief in die Röhren des Gehäuses hinein fort, als Stolo der Kolonie (Figur 8). Die Stiele der verschiedenen Tiere einer Kolonie hängen durch den Stolo miteinander zusammen.

Der Stiel von *Cephalodiscus* Mac Intosh ist sehr lang und sehr dehnbar, hat hinten eine Haftscheibe und dient dem Wurm beim Klettern und Kriechen (Figur 9).

Der Stiel *der Sagittoidea* ist bei den pfeilförmigen Tieren als Schwanz-Abschnitt und Träger des Höhensteuers an dessen Ende ausgebildet (Figur 7, 13). Innen birgt er, — wohl nicht *ganz* der einzige Fall in dem Phylum — Gonaden, und zwar die männlichen; — in dem Stiel von *Cephalodiscus* sollen sich losgelöste Sexualzellen aufhalten können.

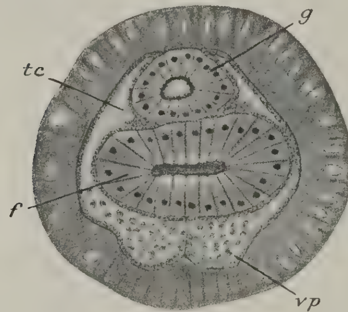
Verfügt *Cephalodiscus* über die vollendetste Form des Stieles innerhalb des Unterstammes, so *Sagitta* über die aberranteste: *der Sagitten-Stiel* ist ein starrer, hohler Zapfen, ohne Haftscheibe am freien Ende: die Starrheit *des Sagitten-Stieles* wird durch die mechanischen Aufgaben *des Sagitten-Körpers* gefordert, und das Steuer am Hinterende steht, ebenfalls unter dem Drucke dieser Forderungen, an Stelle einer Haftscheibe, die hier sinnlos wäre (Figur 7, 13, 37).

Sehr vereinfacht, nahezu ganz zurückgebildet ist der Stiel in 2, im übrigen weit auseinanderstehenden Ordnungen, *den Eichelwürmern* und *den Moostierchen des Meeres.*

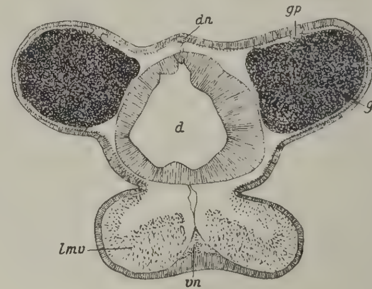
Der Stiel *der Enteropneusta,* — an *jungen Larven, die den Weg direkter Entwickelung einschlagen,* deutlich an dem äußersten freien Ende als »Papille« erkenn-

bar (Figur 19 und 45) —, ist *bei reifen Tieren* nur noch in Form der 2 ventralen Muskelbänder vorhanden, die sich aus der Genitalregion des Körpers entwickeln (Figur 46) und noch ein Stück nach hinten über sie hinausziehen (Figur 47).

Wohl ebenfalls nur noch durch Muskeln angedeutet ist der Stiel bei den mit einer Seite des Hinterleibes festgewachsenen *Stelmatopoda.* Stiel dürften *bei den meisten Bryozoa* die großen Rückziehmuskeln des Munddarmes sein, soweit sie über die Krümmung des Darmrohres hinaus, zusammen mit dem Funiculus, in die letzte ventrale Aussackung des Hinterleibes hineinreichen (Figur 4, 34). Wieviele solcher Muskeln mag es geben: 4? oder, wie die Literatur will, doch nur 2?



Figur 46. OLIGOMERA: PTEROBRANCHIA (Cephalodiscidae). — *Cephalodiscus nigrescens* Lankester: *junges Tier* in einem Querschnitte durch *die Rumpf-Region.* (*f*) Magen; (*g*) Darm; (*tc*) Leibeshöhle des Rumpfes; (*vp*) ventraler Teil der Rumpfhöhle mit Anhäufungen mesodermaler Zellen, die sich zur Bildung des Stieles (Stolos) zusammenschließen. (Nach C. C. John 1932)



Figur 47. OLIGOMERA: ENTEROPNEUSTA. — *Dolichoglossus kowalevskyi* A. Agassiz: *Querschnitt aus der Genitalregion* oder »Postbranchialregion des Thorax«. (*d*) Darmkanal; (*dn*) dorsaler Nervenstamm; (*g*) Gonade; (*gp*) Genitalporus; (*lmv*) ventrale Verdickung der Längsmuskulatur; (*vn*) ventraler Nervenstamm. Vergrößerung 18-fach. (Nach Spengel, aus Bronn-van der Horst 1927)

Erwogen und durch neue Untersuchungen geprüft werden möge auch noch die andere Frage, ob nicht *bei den Bryozoa mit stolonialer Knospung* die Stiele wieder vollkommener ausgebildet seien, *so etwa bei Farrella repens* van Beneden, *Zoobotryon* Zirpolo und *Bowerbankia* Joliet.

Bei den Brachiopoda gibt es sehr lange und sehr kurze, sehr funktionsfähige und sehr verkümmerte Stiele. Die langen, geschmeidigen, zapfenartigen Stiele *der Lingula-Arten* werden zum Graben verwendet, die sehr kurzen *der Crania-Arten* sind kaum zu etwas nütze. Zwischen diesen Extremen gibt es die verschiedensten Übergänge (Figur 5, 6).

Wegen des Stieles, dieses unsre Würmer so besonders kennzeichnenden Organes, könnten die Scheinwürmer Stylochida heißen.

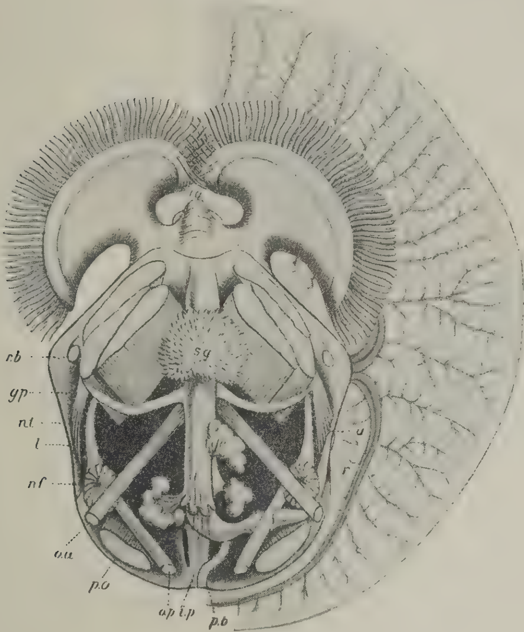
8.

Mittelleib, Hals, Tentakel

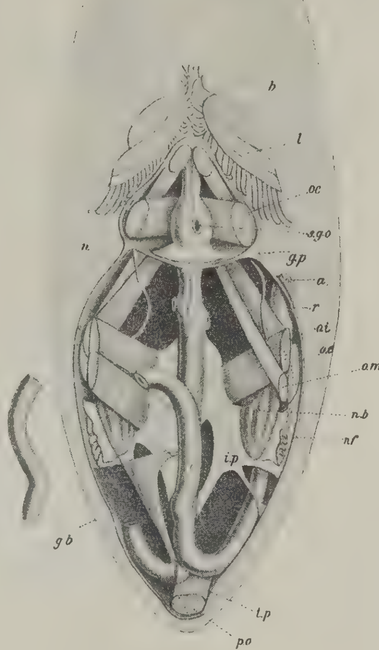
Alle oligomeren Würmer sind am Mittelleibe durch Tentakel-Apparate ausgezeichnet. Sie sind daher Lophophora, Tentaculata, Mystacina, Buschwürmer, — oder, da die Tentakel an Armen sitzend gedacht werden, Brachelminthes, Brachiata, — oder, da diese sehr charakteristische Entwickelung sich am Halse vollzieht, Tracheliozoa.

(a) Was in der Richt-Ebene des Halses (der Medianen) liegt, ist *unten* (ventral) die weite Mundbucht (das Atrium, Vestibulum), die sich nach innen

und oben (und zugleich auch etwas nach hinten) trichterförmig zu der engen Mund-Öffnung zusammenzieht, und ist *oben* (dorsal) zuweilen ein besonders hervorstechender Teil des Nerven-Systems. Was rechts und links von dieser somit sehr körperlich gedachten Medianen liegt, heiße rechter Arm und linker Arm.



Figur 48.



Figur 49.

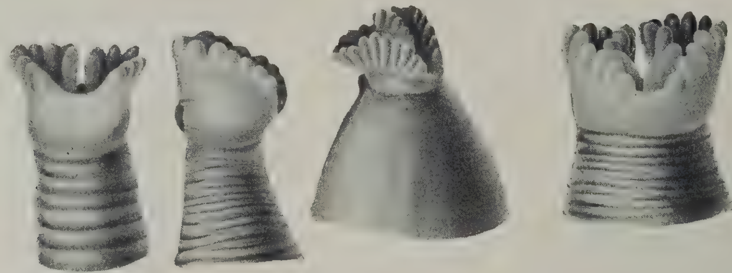
Figur 48. OLIGOMERA: BRACHIOPODA = ASPIDOZOA. — *Discinisca lamellosa* Broderip: *Anatomie.* Rücken-Schild und die meisten Genitalprodukte entfernt. (*a*) After; (*r*) Afterdarm; (*p.b*) hinteres Band, (*i.p*) inneres Band des Mantel-Muskels; (*o.p*) schiefer hinterer Muskel; (*p.o*) hinterer Schließmuskel; (*o.u*) schiefer vorderer Muskel; (*nf*) Nephrostom; (*l*) lateraler Muskel; (*n.t*) Nierengang; (*gp*) gastro-parietales Band; (*r.b*) Retraktor des Armes; (*ro*) Rostrum; (*s.g*) Magen-Drüsen; (*ge*) Geschlechts-Organe; (*i*) Darm. (Nach Morse 1902)

Figur 49. OLIGOMERA: BRACHIOPODA = ASPIDOZOA. — *Glottidia pyramidata* Stimpson: *Anatomie.* Der Rücken-Schild ist abgehoben, um die Leibeshöhle freizulegen, aus der die Magen-Drüsen und die Genitalprodukte entfernt sind. (*b*) Arm; (*l*) lateraler Muskel; (*oc*) vorderer Schließmuskel; (*s.g.o*) Öffnung der Magen-Drüse; (*g.p*) gastro-parietales Band; (*a*) After; (*r*) After-Darm; (*o.i*) schiefer innerer Muskel; (*o.e*) schiefer äußerer Muskel; (*o.m*) mittlerer schiefer Muskel; (*n.b*) Nieren-Körper; (*nf*) Nephrostom; (*i.p*) ilio-parietales Band; (*p.o*) hinterer Schließ-Muskel; (*g.b*) Genitalband; (*n*) Nerv; (*i*) Darm. (Nach Morse 1902)

Jeder Arm ist nach den Seiten hin ausgezogen zu einem mit den Tentakeln besetzten Tentakelträger, Lophophor. Es ist also ein rechter und ein linker Lophophor vorhanden. Der Tentakelträger ist im einfachsten Falle — *bei den Meeres-Bryozoen* (Figur 4, 39), bei *einigen Brachiopoden* und merkwürdigerweise wieder *bei den Eichelwürmern* (Figur 40, 41) — halbkreisförmig gekrümmt; er kann aber auch hornartig ausgezogen sein — *bei den Rhabdopleuridae* (Figur 8) —, oder zu einem halben Hufeisen gebogen — *bei den Lophopoda* (Figur 39) —, oder zu einer Spirale eingerollt — *bei den Phoronidea* (Figur 32 und 39) —, oder zu einer Wendel gedreht (wie ein Widderhorn gewunden) — *bei manchen Brachiopoda* (Figur 48, 49) —, oder zu Büscheln geordnet — *bei den Cephalodiscidae* (Figur 9, 35).

(b) Die Anzahl der Tentakel jedes Lophophors nimmt mit der Größe und dem Alter des Tieres zu. *Bei den 3 Ordnungen der Tentaculata* wird der 1te Tentakel unten dicht am Rande der Mundbucht gebildet, die nächsten wachsen nach oben um den Hals herum zu, bis der jüngste und kleinste oben (dorsal) dicht neben der Medianen erscheint (Figur 28, 32, 33, 4, 39, 48, 49). Diese Regel gilt für *alle Tentaculata*, auch für die mit spiralig eingerollten, anscheinend doppelreihigen Lophophoren, wie *bei den Phoronidea*: — unten hinten steht der älteste Tentakel, oben vorn der jüngste.

Dieselbe Regel für Anordnung und Zuwachs der Tentakel gilt *auch für die Sagittoidea*: der älteste Greifhaken steht unten, der jüngste oben vorn. Nur ist das System hier auf die Seiten des Halses beschränkt und verläuft die Kurve der Ansatzpunkte (Figur 38) erst einmal nach hinten und außen, bevor sie sich nach vorn wendet.



Figur 50. Oligomera: Phoronidea. — *Phoronis psammophila* Cori 1889: *4 aufeinanderfolgende Stadien der Regeneration* des Vorder- und Mittelleibes nach Autotomie. *Phoronis* verliert durch Autotomie nicht allein den eigentlichen Lophophor, sondern auch die Analpapille, die in seiner Konkavität liegt, — also die ganze »tête«. Die Regeneration beginnt mit der Wiederherstellung der Arme. Bald erscheinen auch, an derem freiem Rande, die ersten Andeutungen der Tentakel. Ils forment 2 groupes symétriques, séparés, en arrière de la bouche, par l'incisure dont l'apparition a été si précoce, et, en avant de la bouche, par une portion continue de la lèvre lophophorale. In der 2ten Figur erscheint die Analpapille. In dem 3ten und 4ten Stadium ist die Hufeisenform der Tentakel schon deutlich. (Nach Marc de Selys-Longchamps 1907)

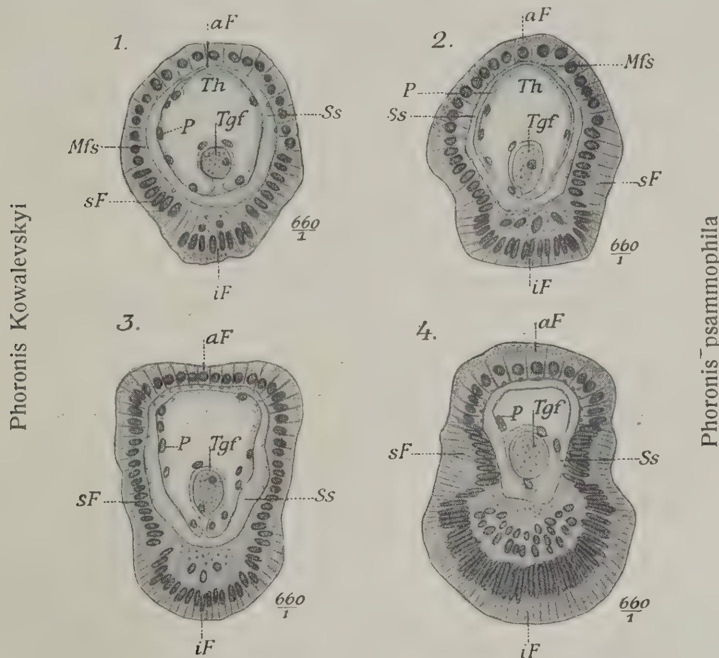
Es überrascht zu bemerken, daß, wenn sich *bei Phoronis* die Tentakel nach Verletzung neu bilden, diese Bildung annähernd so unter der Herrschaft von Kurven steht, wie sie von den Greifhaken-Systemen *der Sagitten* her bekannt sind (Figur 50).

(c) Ein etwas abgeändertes Prinzip der Anordnung der Tentakel gilt *bei den Cephalodiscidae* und — abermals leicht geändert — *bei den Rhabdopleuridae*. Dort stehen die Tentakel nicht unmittelbar auf dem Armrande, der Tentakel-Kante des Armes, sondern auf Radien, in die die Arme erst ausgezogen sind (wie etwa ein Mammalier-Oberarm in Radius und Ulna »ausgezogen« ist), — und an jedem solchen Radius entstehen die Tentakel *paarweis* einander *gegenübergestellt*.

Bei Rhabdopleura Allman nun ist nur ein *einziger* solcher Radius vorhanden, und die paarweis geordneten Tentakel wachsen an seinem *freien Ende* zu (Figur 8).

Bei Cephalodiscus Mac Intosh sind stets *mehrere* solcher Radien vorhanden, und der 1te von ihnen entsteht oben (dorsal) neben der Medianen; der 2te, 3te, 4te und so weiter folgen in der Kurve, die vom 1ten her über die Seiten des Körpers nach unten läuft und dem hinteren Rande der Mundbucht zustrebt, — zustrebt, ohne diesen Punkt zu erreichen. Die Anwachslinie verläuft also genau umgekehrt

wie *bei den Tentaculata und den Sagittoidea.* Es bildet sich jedoch, wie bereits angedeutet, nie ein voller Kranz von Tentakel-Radien aus, sondern die Reihe hört bald auf und läuft dann nur in Form von immer kleiner werdenden Buckeln nach unten weiter. Das älteste Tentakel-Paar eines jeden Radius steht — *anders als bei Rhabdopleura* Allman — am *freien* Ende (Figur 35).

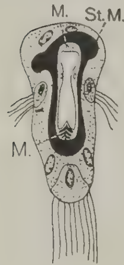


Figur 51. Oligomera: Phoronidea (Tentaculata). — *Phoronis Kowalevskyi* (Benham 1889) und *Phoronis psammophila* Cori 1889: *Schnitte durch den freien Tentakel.* (*aF*) Außenfeld; (*iF*) Innenfeld; (*sF*) Seitenfeld. — Die äußerste Schicht der Tentakel ist die Epithelschicht, die zwar eine Kutikula, aber keine Basalmembran bildet. Dann folgt die bisher noch nicht beschriebene Stützsubstanz (*Ss*). Zwischen diesen beiden liegen spärliche, sehr zarte Muskelfibrillen. Die innerste Lage ist eine Peritonealauskleidung (*P*) der Tentakelhöhle (*Th*). — Außen sind die Tentakel mit Wimperhaaren bekleidet (*die hier weggelassen sind*). Die Stützsubstanz verleiht wie ein Skelett dem ganzen Tentakel-Apparate eine größere Festigkeit; sie bildet eine dünnwandige, oben geschlossene Röhre. Innen ist sie vom Peritoneum überzogen, das wohl ihre Bildungsschicht ist. Am frischen Objekt ist es nicht schwer, diese Schicht durch Mazeration zu isolieren. — Endlich enthält jeder Tentakel je 1 Blutgefäß (*Tgf*) in einer Peritonealfalte, und amöboide Zellen, Lymphkörperchen. (C. J. Cori 1890)

(d) Im Querschnitts-Bilde sind die Tentakel *bei allen Oligomeren* im Prinzip gleich. Das Gewebe, das den inneren Hohlraum erfüllt, ist Mesoderm, das äußere Epithel Ektoderm. Wo beide Schichten sich berühren, entsteht durch — sagen wir — Zusammenwachsen ihrer Basalmembranen eine Grenzmembran, das Grundskelett des Tentakels. Sehr fest ist diese Skelettschicht bei den Greifhaken *der Sagittoidea,* bei denen sie überdies noch durch Auflagerung eines kutikularen Oberhäutchens verstärkt ist. Dieses Oberhäutchen mag die Kutikula der jungen Greifhaken-Epidermis sein, über deren Geschicke freilich erst noch allerlei zu ermitteln ist (Figur 51, 52, 53, 54).

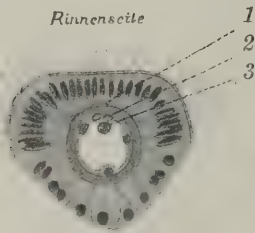
(e) Die Tentakel dienen zum Einfangen von Nahrung, — meist mikroskopisch kleiner Partikel, zuweilen aber auch (*Sagitten*) ganzer Tierkörper —, und als Atmungs-Organe. Wo sie den Atembedarf *ihrer Natur nach,* etwa

weil sie zu klein sind (*Eichelwürmer*) oder zu hart (*Sagitten*), *nicht bestreiten können*, sorgt der Körper auf anderen Wegen für Ersatz, indem er etwa der ganzen Epidermis die Aufgabe zu atmen zuweist (*bei den Sagitten*) oder einen Teil, den dorsalen, des Vorderdarmes damit befaßt (Kiemendarm *der Eichelwürmer*).



Figur 52. Oligomera: Bryozoa. — *Flustrella hispida* Fabricius: *Querschnitt durch einen Tentakel.* Das Ektoderm trägt an 3 Stellen Wimpern: an der Innenkante und weit außen an den beiden Seiten. Es ist durch eine strukturlose, aber ziemlich dicke Stützmembran (*St.M.*) gegen die dünne Mesodermlage abgegrenzt. Der ganze Tentakel ist durchzogen von einem zölomatischen Hohlraum. Zwei Bündel zarter Längsmuskeln, die innen und außen vom Zölomkanal gelegen sind, ermöglichen Beuge-, Streck- und Einrollbewegungen. (Nach Graupner, aus von Buddenbrock 1933)

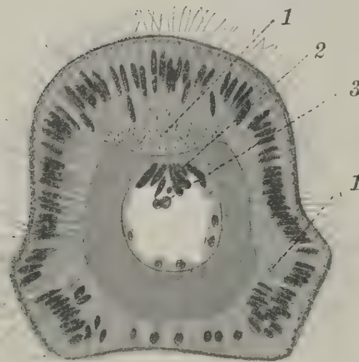
Figur 52.







Figur 54. Oligomera: Pterobranchia. — *Cephalodiscus* (*Demiothecia*) *nigrescens* Lankester: *2 Querschnitte durch einen Tentakel.* In dem unteren ist eine Pigment-Zelle getroffen. Vergrößerung 380-fach. (Nach Ridewood, aus van der Horst-Bronn 1935)



Figur 53.

Figur 53. Oligomera: Brachiopoda = Aspidozoa. — *Crania anomala* O. F. M.: *Querschnitte durch Tentakel* (*Cirren*). Der obere Schnitt geht durch einen *äußeren Tentakel*, nahe dessen Ende, der untere durch einen *inneren Tentakel*, durch dessen Mitte. (*1*) Tentakel-Nerv; (*2*) innere Tentakel-Muskeln; (*3*) Tentakel-Gefäße. Der breite, graue Ring zwischen dem äußeren und dem inneren Epithel — in jeder Figur — gibt die Stützsubstanz an, eine fast knorpelige Masse. Vergleiche Phoronidea Figur 51. (Nach Blochmann 1892)

(f) Wo die Entfaltung der Tentakel-Kronen so verläuft, daß nach Verbrauch einer 1ten Generation von Tentakeln eine 2te hervorsproßt, wie das zum Beispiel bei *Phoronis* gefunden worden ist, da liegt ein Verhältnis vor wie bei 2 aufeinanderfolgenden Dentitionen von Säugetieren (Figur 44). *Phoronis* steht damit nicht vereinzelt da, unter den Sagitten hat *Eukrohnia* Ritter-Záhony eine Generation von jungen Greifhaken, die an den Schneiden tief eingesägt sind, und diese weicht einer anderen, deren Schneiden völlig glatt verlaufen.

9.

Vorderleib, Epistom

Alle oligomeren Würmer haben einen Vorderleib, der mit dem Mittelleibe *über* und *vor* der weiten Mundbucht verbunden ist, — alle,

bis auf die Meeres-Bryozoen, die *als erwachsene Tiere* kein Epistom mehr haben. Die Verbindung zwischen Mittelleib und Vorderleibe liegt also dem Rücken näher als dem Bauche (Figur 32, 33, 35, 36, 39, 42, 44, 8, 9).

Das Epistom sitzt *bei den Phoronidea und den Süßwasser-Bryozoen* wie ein kurzer, beweglicher, zungenförmiger Deckel *über* und *vor* dem Munde, und hat eine sehr weit auf die Arme übergreifende Basis, bei sonst ähnlicher Gestalt, *bei den Brachiopoda.*

Starr, fest, wie ein harter Keil steht der Vorderleib *vorn oben* vor dem Mittelleibe *der Sagitten.* Er ist an den Seiten durch die Zähne gekennzeichnet, und oben durch die Lateralspangen fest mit dem Mittelleibe verschient. Mit seiner dorsalen Fläche bietet er dem Gehirn eine Unterlage (Figur 38).

Zu sehr selbständigen Organen ausgebildet sind die Vorderleiber *der Branchiotrema.* Große, breite, sehr bewegliche haftscheibenähnliche Kriech-Organe, die zugleich als Tupfer und Kellen beim Aufbau der Gehäuse dienen, sind sie *bei den Pterobranchia,* und feste und zugleich geschmeidige, wie runde Keile auf die Erschließung und Erweiterung von Röhren eingerichtete Bohr-Organe *bei den Eichelwürmern* (Figur 9, 35, 36, 42).

10.

Alle oligomeren Würmer haben ein Darmrohr, das im Mittelleibe (dem Halse) beginnt und im Hinterleibe (dem Rumpfe) endet, — vorn im Halse *vor der Mund-Öffnung* eine Mundbucht (Atrium, Vestibulum) vorgeschaltet hat und im übrigen 3-teilig ist, — aus Speiseröhre, Mitteldarm und Enddarm besteht. Darmrohr

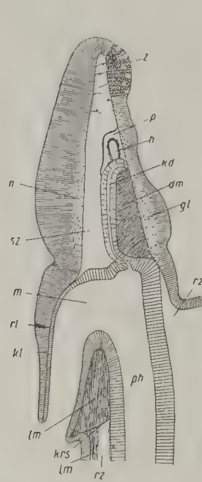
(a) *Bei den Sagittoidea* und *den Enteropneusta* verläuft der Darm lang ausgestreckt (Figur 13, 29), *bei allen übrigen Ordnungen* ist er U-förmig gebogen (die Prosopygier Langs: Figur 33, 34, 20, 44, 42). Wir betrachten in dem einen wie in dem anderen Falle das Mundende als das vordere, den After als das hintere, denn die durch die Bildung des Bruchsackes und des Stieles angeregte Krümmung des Darmes nach der Bauchseite des Wurmes ergreift nur die mittleren Teile des Rohres und läßt die Lage der Enden unberührt. Die Herausbildung des Bruchsackes zur Aufnahme der Darmschlinge und des Stieles haben Lameere dazu angeregt, die Wurm-Gruppe Derosoma zu nennen (Figur 44).

(b) *Bei den Branchiotrema* ist noch ein besonderes Stück Darm ausgebildet worden: — ein aus der Mundbucht in der Höhe des Mundes gegen den Vorderleib vorstoßender Blindsack (Figur 55, 36, 29). Dieser deutlich aus Entoderm-Elementen aufgebaute, aber wohl kaum der Verdauung dienende Darm-Abschnitt ist schwerlich etwas anderes als ein Zapfen, der gewisse Teile des Kreislauf-Systems (— den zentralen Blutraum, die Herzblase und den Glomerulus —) tragen soll. *Bei den Pterobranchia* hängen diese Organe an dem Zapfen (Figur 55, 57), *bei den Enteropneusta* reiten sie auf ihm und an seinen Flanken (Figur 58). Demgemäß hängt der Zapfen *bei den Pterobranchia* an einem dorsalen Mesenterium und wird er *bei den Enteropneusta* durch ein untergeschobenes Skelettstück, ein versteiftes ventrales Mesenterium getragen. "

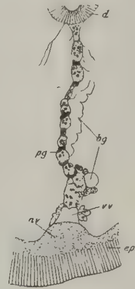
Diesen zapfenartigen Darm als Vorläufer der Chorda dorsalis *der Chordata* anzusehen, liegt solange kein zwingender Grund vor, als man nicht den Satz aufstellt und vertritt: die Chorda dorsalis beginnt *phylogenetisch* mit den geld-

rollenartig in *viele Hydroiden-Tentakel* eingebauten Entoderm-Zellen. Hier soll jedoch darüber nichts entschieden werden.

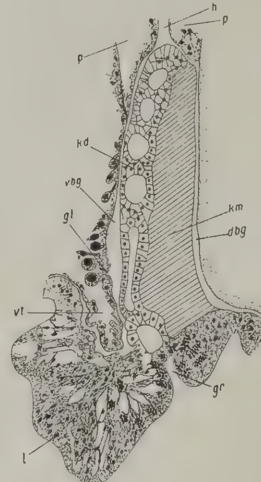
Daß aber mit der Bildung des Stomochords nichts anderes beabsichtigt ist als die Herstellung eines Stütz-Organs, scheint auch daraus hervorzugehen, daß sich nahe dem hinteren Ende des Darmes *der Eichelwürmer*, in dem ventralen Mesenterium, des öfteren ein ähnlich gebautes Stück Darm entwickelt, das Pygochord, der ventrale Kiel (Figur 56), das ganz deutlich zur Verlegung von Blutgefäßen und Nervensträngen dient.



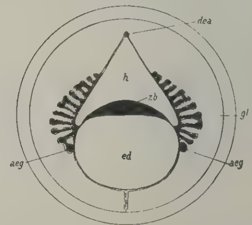
Figur 55.



Figur 56.



Figur 57.



Figur 58.

Figur 55. Oligomera: Pterobranchia. — *Cephalodiscus gilchristi* Rid.: *Kopf-Schild* im Längsschnitt. (*z*) Pigment- und Drüsen-Zellen; (*p*) Perikard; (*h*) Herz; (*kd*) Kopfschild-Darm; (*dm*) Kragen-Mesenterium; (*gl*) Ganglion; (*rz*) Rumpf-Zölom; (*ph*) Pharynx; (*krs*) Kragen-Rumpf-Septum; (*lm*) Längsmuskeln; (*kl*) Lobus des Kopfschildes; (*rl*) rote Linie; (*m*) Mund; (*sz*) Kopfschild-Zölom; (*n*) Nervenfaserschicht. (Nach Ridewood, aus van der Horst-Bronn 1935)

Figur 56. Oligomera: Pterobranchia. — *Ptychodera flava*: *Querschnitt des Pygochords.* (*bg*) Blutgefäße; (*d*) Darm; (*epd*) Epidermis; (*nv*) ventraler Nervenstamm; (*pg*) Pygochord; (*vv*) ventraler Gefäßstamm. 100-fach vergrößert. (Nach Spengel, aus van der Horst-Bronn 1930)

Figur 57. *Cephalodiscus dodecalophus* Mac Intosh: *Längsschnitt durch den Kopfschild-Darm.* (*dbg*) dorsales Kragen-Gefäß; (*gl*) Glomerulus; (*gr*) Grube in der Mundhöhlenwand bei der Basis des Kopfschild-Darmes; (*h*) Herz; (*kd*) Kopfschild-Darm; (*km*) dorsales Kragen-Mesenterium; (*l*) Oberlippe; (*p*) Perikard; (*vbg*) ventrales Kopfschild-Gefäß; (*vt*) ventrale Zölomtasche. (Aus van der Horst-Bronn, kombiniert nach Figuren Schepotieffs, 1935)

Figur 58. Oligomera: Enteropneusta. — *Eichelwurm*: *schematischer Querschnitt durch die Eichel-Organe.* (*aeg*) abführende Eichel-Gefäße; (*dea*) dorsale Eichel-Arterie; (*ed*) Eichel-Darm; (*gl*) Glomerulus; (*h*) Herz-Blase; (*zb*) zentraler Blutraum. (Nach van der Horst-Bronn 1930)

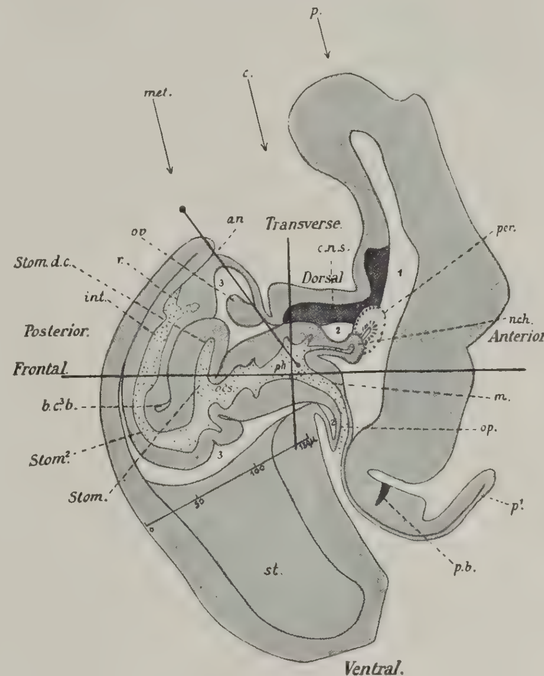
(c) Eine ganz eigentümliche Umbildung hat der Vorderdarm *der Eichelwürmer* erfahren. Hier hat der Umstand, daß die sonst den Tentakeln obliegende Atmungstätigkeit von dem hierzu gänzlich ungeeigneten Halsrande *eigenen Kiemengängen übertragen werden mußte*, dazu geführt, den dorsalen Teil der Speiseröhre leicht abzufurchen und als Kiemen-Darm zu verwenden (Figur 36).

(d) Größere Oligomeren-Formen, wie *die Enteropneusta* und *die Brachiopoda*, haben am Mitteldarme drüsenartige Anhänge, »Leberdrüsen«. Die erste Andeutung solcher Drüsen findet sich bereits bei kleineren Formen wie *den Phoronidea* und vielleicht auch *bei den Sagittoidea*, falls deren Pharynx-Divertikel als »Lebern« aufgefaßt werden dürfen, was erst noch zu beweisen wäre (Figur 48, 49; 37).

11.

(a) Alle oligomeren Würmer sind innerhalb ihrer Richt-Ebene (Medianen) nach einer Normalen orientiert, das ist: nach einer Waagerechten, die einen Punkt inmitten der Mund-Öffnung mit einem Punkte inmitten des Afters verbindet, und damit vorn und hinten, Rücken und Bauch, rechts und links anzeigt (Figur 44 und 59). Architektonik

Figur 59. OLIGOMERA: PTEROBRANCHIA (Cephalodiscidae). — *Cephalodiscus dodecalophus* Mac Intosh: *medianer Sagittalschnitt* durch eine reifere Knospe, zur Veranschaulichung der Architektonik. (*p*) Rüssel; (*c*) Hals; (*met.*) Metasom; (*1, 2 und 3*) die Leibeshöhlen; (*b.c.³b.*) Teil des Metasoms in der Darmschlinge; (*p'*) ventraler Lappen des Rüssels; (*p.b*) Pigment-Band des Rüssels; (*per.*) Perikardium; (*m*) Mund; (*nch*) Notochord; (*ph.*) Pharynx; (*oes.*) Ösophagus; (*Stom.*) Magen; (*Stom.d.c.*) dorsaler Blindsack des Magens; (*Stom.²*) 2ter Magen; (*int.*) Darm; (*r*) Afterdarm; (*c.n.s.*) zentrales Nerven-System; (*op.*) Operculum oder Unterlippe; (*ov.*) Ovarium; (*an.*) After; (*st.*) Stiel.
[— Die Mund und After verbindende *geknöpfte Linie* ist von uns eingezeichnet worden und ist unsere Normale, die aber zur richtigen Orientierung noch waagerecht zu stellen wäre. Vergleiche in Figur 44, *6* die Normale *bei Phoronis.* —] (Nach Harmer 1905)



Figur 59.

Ob nun der Darm des Wurmes gerade ausgestreckt ist, oder in seinen mittleren Abschnitten schlingenbildend einem Bruchsacke folgt, immer ist vorn, wo der Mund liegt, hinten, wo der After mündet.

Unsere Orientierung weicht nur in etwas von der durch Harmer für Cephalodiscus gegebenen ab (Figur 59) und steht ihr ungesucht grundsätzlich nahe. »Harmer ist der Meinung, daß die Stelle des Afters das morphologische Hinterende des Körpers ist, und daß der umgebogene Teil des Darmkanals in einer großen ventralen Aussackung des Körpers wie bei *Phoronis* liegt. Als Vorderende des Körpers sieht er etwa die Mitte der Ventralfläche des Kopfschildes an, das Hinterende liegt also bei dem After. Der Mund und auch der größte Teil des Körpers mit dem Stiel liegt ventral, letzterer hat dementsprechend eine frontale und eine kaudale Seite« (van der Horst 1935).

Werden die Spezialisten jetzt Harmer folgen? Schwerlich. Für sie liegt der After *bei Cephalodiscus* dorsal am Vorderende des Rumpfes, — als frontales Ende des Tieres wird immer die Vorderkante des Kopfschildes angesehen werden, — das kaudale Ende wird immer das Ende des Stieles sein. Und dabei wird es bleiben.

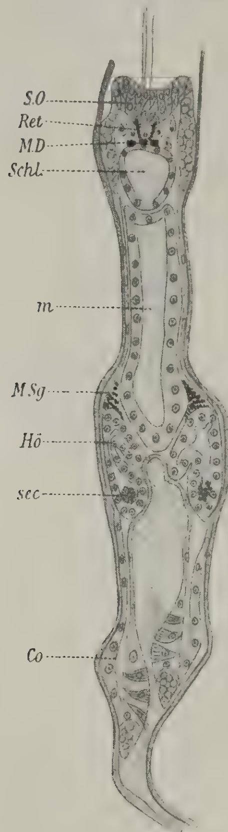
Wie es auch dabei bleiben wird, daß *Sagitta* aus Kopf, Rumpf und Schwanz besteht, daß *die Pterobranchia* Kopfschild, Hals und Rumpf haben, *die Bryozoa* — unvollziehbarster Gedanke freilich für den Morphologen, der reine Linien liebt — aus Polypid und Cystid zusammengesetzt sind, *und so weiter.* Hier spielen, wie so oft, berechtigtes Bedürfnis der Praxis und unselige Neigung am Traditionellen zu kleben, zu deutsch: Unverstand und Trägheit des Herzens, ineinander und verlegen auf lange hinaus die Wege zu jeder vernünftigen Reform.

Man soll dennoch wider den Stachel löken!

(b) Die weiteren Grundlinien der Oligomeren-Architektonik sind in den Quer- und Längsschnitten zu erkennen.

Rund ist der Querschnitt *bei den Pterobranchia*, oval bis 4-kantig auf quadratischer Grundlage *bei den Sagittoidea*, depreß, das heißt von oben nach unten zusammengedrückt *bei den Brachiopoda* und *den Enteropneusta* und kompreß, seitlich zusammengedrückt, in einigen wenigen, durchaus seltenen Fällen, zum Beispiel bei *den Cyphonautes-Larven* einiger Meeres-Bryozoen (Figur 27, 60, 63).

Der Längsschnitt ist lang ausgedehnt *bei den Enteropneusta und den Sagittoidea*, ja selbst noch, doch schon gestört, *bei Brachiopoda*, und kurz, das heißt von vorn nach hinten zusammengestaucht *bei nahezu allen Prosopygiern.*



Figur 60.

Figur 60. OLIGOMERA: BRYOZOA GYMNOLAEMA, »Meeres-Bryozoen«. — *Membranipora pilosa* (Pallas) Johnston: *Larve Cyphonautes compressus* Schneider *dieser Bryozoen-Art*, in einem frontalen Schnitte. — Die oralen Schalenränder sind einseitig abgebogen. — (*S.O*) Scheitel-Organ; (*Ret*) Retraktor des Scheitel-Organs; (*M.D*) dorsaler Muskel; (*Schl.*) Schlund; (*m*) Magen; (*M.Sg*) Saug-Muskel; (*Hö*) Hörner des Saugnapfes; (*sec*) Sekret-Klumpen im Saugnapf; (*Co*) Corona. — Die Larve sieht wie eine seitlich zusammengedrückte Glocke aus, in deren Innenraum (siehe Figur 27) Atrium, Mund und After münden. Entsprechend den beiden durch die Zusammendrückung gewonnenen größten Flächen liegen der Außenseite 2 dreieckige Schalen an, die durch 1 oder 2 Schließmuskel zusammengehalten werden. Am unteren Rande, also der Glocken-Öffnung entsprechend, weichen die Schalen auseinander, während sie sich an den beiden Seiten beinahe berühren. Am Scheitel der Glocke sind die Schalen halbrund ausgeschnitten, wodurch sie an dieser Stelle weiter auseinanderweichen. — Unter den Schalen liegt ein Epithel, und zwischen ihnen ein anderes, das sowohl funktionell wie histogenetisch von ihm verschieden ist. — Im Frühjahr im Auftrieb bei Villefranche-sur-mer gefangen. (Nach Kupelwieser 1905)

Eine architektonische Eigentümlichkeit, die *nur den Schwimmern unter den Oligomeren* zukommt, ist die Ausbildung von Tragflächen an den Seiten des Körpers. Solche Tragflächen haben *tropische Glandiceps-Arten* unter den Enteropneusta und benutzen sie, um zu gewissen Zeiten an die Oberfläche des Meeres zu steigen und dort zu schwimmen. Solche flachen Ausstülpungen der Seiten sind seit Urväter-Zeiten *bei den Sagittoidea* Flossen genannt worden (Figur 13, 37; 47, 63).

12.

Leibeshöhlen

Alle oligomeren Würmer haben 3 Leibeshöhlen: 1 unpaarige im Vorderleibe und je 1 paarige im Mittel- und Hinterleibe (Figur 29, 30).

Die Paarigkeit der mittleren und hinteren Zölome kommt dadurch zustande, daß sie als je 1 rechte und linke Falte aus dem Ur-Darme hervorgehen (Figur 61) und sich so um das den inneren Leibesraum frei durchsetzende Darmrohr entwickeln, daß sie dieses *unter anderem* in der Medianen mit Aufhängebändern versehen. (Mögliche Ausnahme: die mesenchymatöse Bildung des Mesozöls *bei Phoronis*.)

In dem vorderen, dem darmlosen Zölom ist gleicher Anlaß zu paariger Ausgestaltung nicht gegeben. Was sich *bei den höheren Scheinwürmern* leicht als Darm und Mesenterium im Vorderleibe ausgibt, gehört in Wirklichkeit zum Mittelleibe und stößt nur in den Vorderleib vor (Figur 45, 55 und 57). Bei allen diesen höheren Scheinwürmern, *den Pterobranchiern und Enteropneusten*, verzapfen sich die einander benachbarten Leibes-Abschnitte mit ihren Zölomen tief miteinander. Es geschieht das auf eine oft nur schwer entwirrbare Weise (Figur 57, 40, 41).

(a) Die 3-Gliederigkeit der Körper der Scheinwürmer, *schon in früher Jugend* gut erkennbar angedeutet, wird durch den Einbau der Zölome erst voll zu Ende geführt (Figur 22, 31, 30, 29).

(b) *Bei den 3 Ordnungen der niederen Scheinwürmer* ist die vordere Leibeshöhle, das Prozöl, parenchymatös. Man sieht Muskelfasern und andere Gewebsstränge darin entwickelt, aber keine eigentliche Höhle (Figur 32). Keine vordere Leibeshöhle haben, schon weil der vordere Leibes-Abschnitt nicht ausgebildet ist, *die Meeres-Bryozoen* (Figur 62). Durch diesen Umstand, und durch die schlichte Ausbildung der beiden Tentakel-Kränze haben diese Tiere das Aussehen von *Polypen* angenommen.

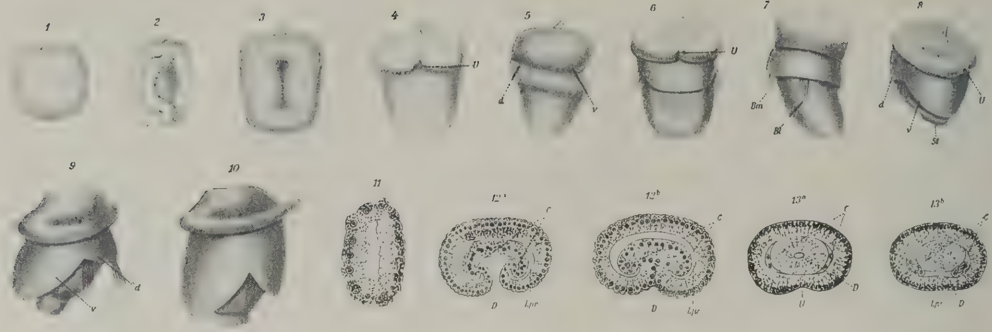
Bei den Sagittoidea ist ein Teil der Höhle zu gut gebündelten Muskeln umgebildet, die zur Bewegung der Skelett-Teile am Rande des Vorderleibes dienen, der Rest ist Höhle geblieben und bildet das vorläufig noch Retrozerebralorgan zu nennende Organ, das unter und hinter dem Gehirn durch eine unpaarige Pforte Verbindung mit der Außenwelt gewinnt (Figur 38).

Bei den 2 Ordnungen der höheren Scheinwürmer ist das Prozöl ähnlich wie *bei den Sagitten* gebildet, enthält vorn und an den Seiten viel Muskulatur und läßt nur in der Mitte eine vorn ungewiß umgrenzte Höhle offen, die sich, undeutlich paarig geordnet, nach hinten durch Pforten und Poren Verbindung mit der Außenwelt schafft (Figur 19, 20, 22, 29, 36, 42).

(c) Das Zölom-Paar des mittleren Körper-Abschnittes, der die Tentakel trägt, ist *bei allen 3 Klassen* ähnlich ausgebildet. Die beiden Höhlen setzen sich nach rechts und links in die Arme fort und dringen bis in die äußersten Spitzen der Tentakel vor. Die Greifhaken *der Sagitten* sind also ebenso mit Mesoderm ausgekleidet wie die Tentakel *der Phoronidea* oder der 2 verkappte Tentakel darstellende vordere Rand des Halses *der Eichelwürmer* und haben von daher sowohl ihr Skelett wie ihre Muskulatur (Figur 40, 41); ebenso ist überall die reich durchgebildete Hals-Muskulatur von diesem Zölom-Paar gebildet.

Bei den höheren Oligomeren steht der nicht durch Muskulatur in Anspruch genommene Hohlraum durch Pforten und Poren mit der Außenwelt in Verbindung (Figur 38, 36, 42). *Auch für Spadella* auct. werden solche Säcke als 2 glandes souspréputiales mit je einem sie nach außen öffnenden orifice (Delage & Hérouard 1897; Moltschanoff 1909: Kopf-Drüsen) angenommen.

Unklarheit herrscht noch über die Leibeshöhle dieses Körper-Abschnittes *bei den Meeres-Bryozoen* (Figur 62). Schon näher dem Grundschema steht sie *bei den Lophopoda* und noch mehr *bei den größeren Tentaculata.* Doch ist die Bildungsgeschichte ihrer sich vermutlich hier, im Halse, öffnenden Zölomodukte (Figur 33, 48) noch dunkel, und es haben diese Gänge in allen 3 Fällen — als »Gabelkanäle« *bei den Lophopoda* und als »Nieren« *bei Phoronidea und Brachiopoda* — auch Verbindung mit den Metazölen, in Form von Wimpertrichtern, — sind also Urogenitalgänge.



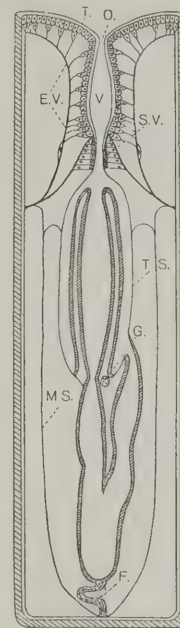
Figur 61. Oligomera: Aspidozoa = Brachiopoda. — *Cistella (Argiope) neapolitana* Scacchi: *Blastula, Gastrula und Zölombildung.* — Das Ei mißt durchschnittlich 120 μ. Bis zum Stadium des Ausschwärmens wächst der Embryo auf eine durchschnittliche Länge von 180 μ heran. Über den Befruchtungs- und Furchungsprozeß habe ich keine näheren Beobachtungen gemacht. Die Blastula (*1 und 11*) besitzt eine deutliche Furchungshöhle (primäre Leibeshöhle); am auffallendsten ist der Umstand, daß sie bereits dorso-ventral abgeplattet erscheint. Die Gastrulation geschieht durch Invagination. Nach meinen Befunden erfolgt die Einstülpung an der Ventralseite, also nicht gegenüber dem Apikalpol (*2*). Dieses Verhalten bedarf einer Nachprüfung. Das Zölom entsteht in Form von *2 Säckchen aus dem Entoderm,* und zwar *durch Abfaltung.* Dieser Prozeß geht sehr frühzeitig, zugleich mit der Schließung des Urmundes vor sich. An Figur *3* sieht man, daß der Embryo am Vorderende etwas breiter geworden ist; der vorn noch offene Urmund setzt sich nach hinten als Rinne fort. *Also ein spaltförmiger Verschluß des Urmundes an der Ventralseite, von unten nach oben fortschreitend.* Zwei Querschnitte durch dieses Stadium bringt Figur *12.* Der erste in der Höhe des noch offenen Urmundes geführte läßt erkennen, daß von der ventralen Wand des Urdarms, unmittelbar anschließend an den Urmund, 2 Falten gegen die dorsale Darmwand zu vorwachsen und auf diese Weise die Zölomsäcke abschnüren. Der zweite, weiter unten geführte Querschnitt zeigt den Urmund schon geschlossen und nur mehr als Rinne sichtbar, die Zölomsäcke vollständig abgeschnürt. Ihr Lumen ist sehr klein, das des Darmes vollständig obliteriert; der Darm hängt ventral noch mit dem Ektoderm zusammen. Während dieser Vorgänge ist noch eine geräumige primäre Leibeshöhle vorhanden. (In diesem Stadium ist auch *der Stiel* vorhanden, mit dem *der Embryo an der Wand der Bruttasche* befestigt ist.) — Wichtig für die Erkennung der Ventralseite ist der Umstand, daß die Zölomsäcke nicht lateral vom Darm, sondern mehr an die Ventralseite gerückt sind. — Es sei gleich hier erwähnt, daß *die Zölomabfaltung bei Sagitta nicht mit unserm Fall zu vergleichen ist*; denn bei dieser entspringen die Falten aus der dem Urmund gegenüberliegenden Wand des Entoderms, *ganz abgesehen von der ganz anderen Orientierung des Urmundes gegenüber dem Apikalpol.* — *Entwickelung der äußeren Gestalt. Orientierung der Larve.* Bei allen bisher beschriebenen Brachiopoden-Larven kann man zu oberst einen hutförmigen, *als Kopf* bezeichneten Abschnitt, *den Rumpf, die Mantel-Anlage* und den früher oder später auftretenden *Stiel* unterscheiden. Bei den Testicardines ist der Mantel zunächst nach unten geschlagen; erst nach der Festsetzung legen sich die Lappen nach oben um. Bei den Ecardines tritt am Kopf schon sehr frühzeitig der spätere Arm-Apparat auf; die Mantellappen sind hier von Anfang an nach oben gerichtet. — Kowalevsky bezeichnet die einzelnen Abschnitte als Segmente, mit Unrecht, da ihnen keine innere Segmentierung entspricht. — Schon zur Zeit der Urmundschließung ist der Embryo vorn etwas breiter — *die erste Andeutung des Kopfes.* Dieser differenziert sich alsbald stärker (*Figur 4*); an der Ventralseite dieses Wulstes ist noch ein Rest des Urmundes zu sehen. Unterhalb des Kopfes tritt jetzt die Mantel-Anlage auf (*5*), eine einfache Ektodermfalte. Der Mantel wächst allmählich über den Rumpf herab, an seinem Eande bilden sich 4 Borstenbündel. Zunächst ist der Mantel ein einheitlicher Ring; erst dadurch, daß er ventral und dorsal weiter herabwächst als an den Seiten, entstehen die beiden Mantellappen (*6, 7, 8 und 9*). Die Borstenbündel (*Bm, Be*) sitzen im dorsalen Mantellappen, 2 lateral, 2 mehr median. — Von meinen Vorgängern wurde außer acht gelassen, daß die Mantel-Anlage an der dorsalen Seite höher liegt, als an der ventralen; der Kopf sitzt etwas schief, der Mantel reicht ventral weiter herab als dorsal. — Zur Zeit der Mantel-Anlage gewinnt die Larve eine mehr hohe, schlanke Gestalt, die dann wieder mehr gedrungen, hierauf wieder schlanker wird (*6, 7, 8, 9, 10*). Am Kopfabschnitt sieht man zunächst noch in der Mitte der Ventralseite eine leichte Einkerbung (*6 und 8*), den letzten Rest des Urmundes. *Der Mantel* wächst zum Schluß auch an der Dorsalseite weiter herab (*10*). Bereits im Stadium von *8* ist ein vom Rumpf deutlich abgesetzter *Stiel* aufgetreten. — *Darm und Zölom.* Die Zölomsäcke, welche nicht genau lateral vom Darm liegen, sondern mehr ventral, erweitern sich zuerst in den unteren Partien und später erst in den oberen (*13a und b*). Sie vereinigen sich schließlich ventral vom Darm zu einem Mesenterium. *Die primäre Leibeshöhle* wird von den Zölomsäcken verdrängt. Ein Zusammenstoßen der Zölomsäcke dorsal vom Darm findet nicht statt. (Text und Bilder nach Plenk 1913)

(d) Das Zölom-Paar des letzten Körper-Abschnittes, zu dem der Stiel gehört, und der als Bauch die Hauptmasse der Eingeweide enthält, ist *bei allen 3 Klassen der Oligomeren* unverkennbar einheitlich gebaut. Es handelt sich stets um die 2 umfangreichsten Hohlräume des ganzen Körpers, die immer die Gonaden enthalten, an den Hautseiten des Hautmuskelschlauches meist 4 Muskelbänder entwickeln und *an sich* keine Verbindung mit der Außenwelt eingehen.

Die Gonaden liegen immer in der Nähe der vorderen Querwand der Leibeshöhle und bilden *von sich aus*, als autoritäre Organe, *eigene* Gänge nach außen. Wo sie, wie *bei den Sagittoidea*, aber doch weit entfernt von der Vorderwand liegen, sind sie erst nachträglich dorthin verschoben worden, dieses nachträglich eingeschobene Stück des Körpers verleiht dem Sagitten-Körper die pfeilschaftähnliche Gestalt (Figur 76).

Von den 4 Muskelbändern liegen 2 dorsal, 2 ventral (Figur 63, 64). Wo ihrer *zuweilen* mehr vorhanden zu sein scheinen, *wie bei den Phoronidea*, ist das Bild durch Einbau von Neben-Mesenterien getrübt (Figur 64).

Bei allen niederen Scheinwürmern und *bei den Pfeilwürmern* gehen die sämtlichen 4 Muskelbänder in den Stiel ein, *bei allen höheren* nur die 2 ventralen (Figur 64, 63; 46, 47).



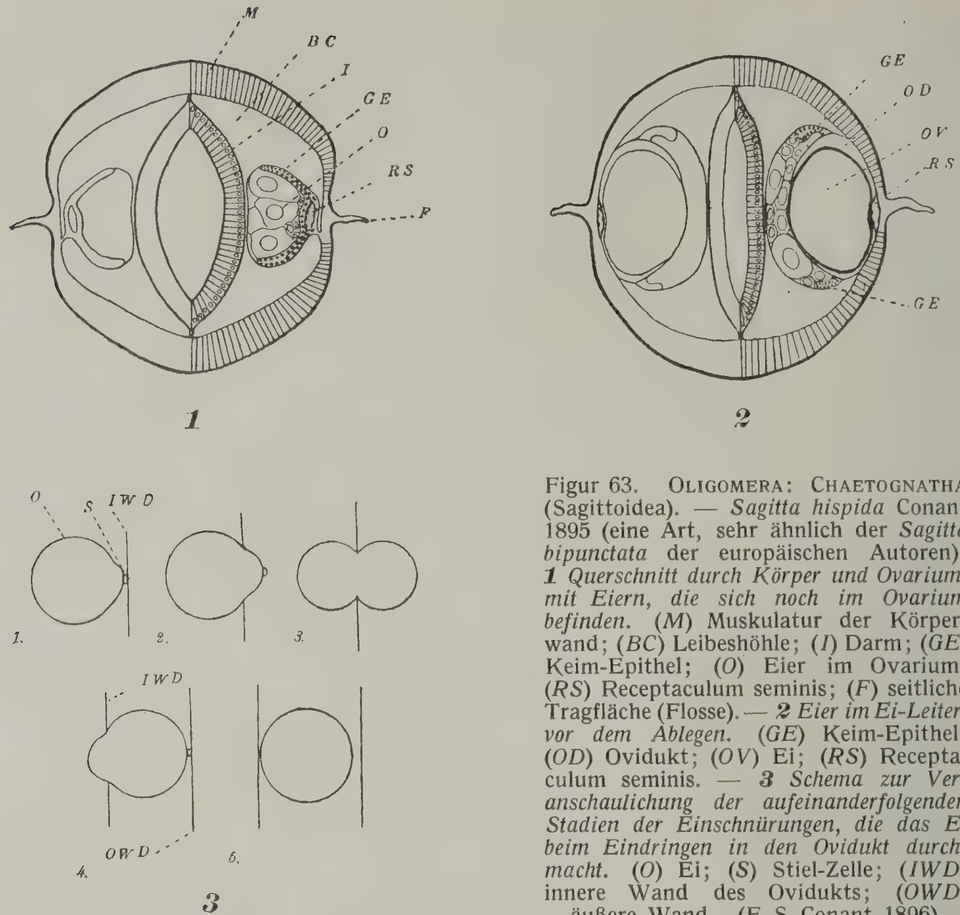
Figur 62. OLIGOMERA: BRYOZOA. — *Schematischer Längsschnitt durch eine cyclostome Bryozoe.* (*E.V.*) Extensores vestibuli; (*G.*) Gehirn; (*M.S.*) Membransack; (*O.*) Orificium; (*S.V.*) Sphincter vestibuli; (*T.*) Terminalmembran; (*T.S.*) Tentakelscheide; (*V.*) Vestibulum. »Das Metazöl wird durch den von Borg entdeckten membranösen Sack in einen Außen- und einen Innenraum zerlegt, die vollständig gegeneinander abgeschlossen sind. Der membranöse Sack, dessen Wand aus einer mesodermalen Zellschicht und einer ihr außen anliegenden Membran besteht, beginnt unmittelbar distal am Sphincter vestibuli. Von hier aus zieht er, sich stark erweiternd, zur äußeren Leibeswand und ist etwa dort, wo die Extensores vestibuli inserieren, an 8 Stellen mit der Kutikula verwachsen. Von hier aus zieht er, das gesamte Polypid einhüllend, nach hinten. An der dorsalen Leibeswand ist er an der Stelle verwachsen, wo der Funiculus an diese herantritt.« (Nach Borg, etwas verändert durch von Buddenbrock 1933)

Figur 62.

Wohl bei allen Scheinwürmern, und allein mit Ausnahme der Meeres-Bryozoen, sind die beiden hinteren Zölom-Räume bewimpert und treten damit in den Dienst eines primitiven zölomatischen Kreislaufes (Figur 69, 70, 71).

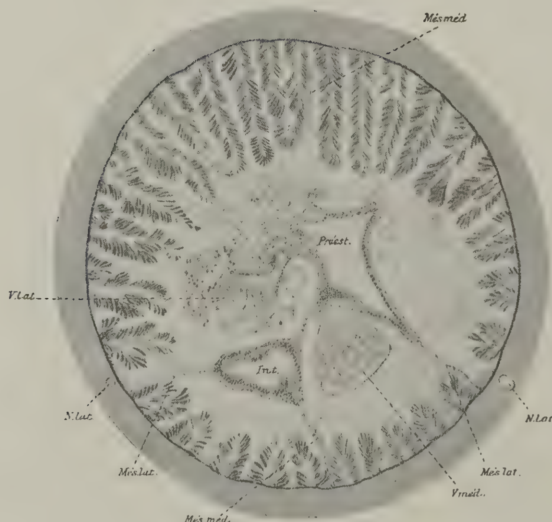
Bei 2 der mittleren Ordnungen des Systems sind die Metazöle vorn durch kragenartige Falten erweitert: *bei den Brachiopoda* (Figur 61) hieß dieser Kragen ehedem Mantel, *bei den Sagitten* Kopfkappe (Figur 38). *Die Brachiopoda* verwenden den damit geschaffenen Hohlraum zur Unterbringung der Gonaden, — nicht gerade verwunderlich, da die innere Wand dieses Kragens lediglich die Fortsetzung der vorderen Querwand dieses Zöloms ist.

Bei den durch seitliche Verbreiterungen ausgezeichneten langgestreckten Formen, *den Chaetognatha* und *den Enteropneusta*, geht das Metazöl nur *bei den Eichelwürmern* in die Verbreiterungen des Rumpfes ein und nimmt auch Gonaden (Figur 47) dorthin mit; die Tragflächen *der Pfeilwürmer* enthalten nur Stützmaterialien im Inneren (Figur 63).



Figur 63. Oligomera: Chaetognatha (Sagittoidea). — *Sagitta hispida* Conant 1895 (eine Art, sehr ähnlich der *Sagitta bipunctata* der europäischen Autoren): **1** *Querschnitt durch Körper und Ovarium, mit Eiern, die sich noch im Ovarium befinden.* (*M*) Muskulatur der Körperwand; (*BC*) Leibeshöhle; (*I*) Darm; (*GE*) Keim-Epithel; (*O*) Eier im Ovarium; (*RS*) Receptaculum seminis; (*F*) seitliche Tragfläche (Flosse). — **2** *Eier im Ei-Leiter, vor dem Ablegen.* (*GE*) Keim-Epithel; (*OD*) Ovidukt; (*OV*) Ei; (*RS*) Receptaculum seminis. — **3** *Schema zur Veranschaulichung der aufeinanderfolgenden Stadien der Einschnürungen, die das Ei beim Eindringen in den Ovidukt durchmacht.* (*O*) Ei; (*S*) Stiel-Zelle; (*IWD*) innere Wand des Ovidukts; (*OWD*) äußere Wand. (F. S. Conant 1896)

Figur 63.



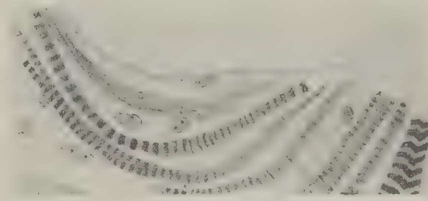
Figur 64. Oligomera: Phoronidea. — *Phoronis Sabatieri* Roule 1889: *Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes*, mit 2 Seitennerven, rechts und links je einem. (*Int.*) Darm; (*Préest.*) Vormagen; (*Més. lat.*) seitliches Mesenterium; (*Més. méd.*) mittleres Mesenterium; (*N. lat.*) Seiten-Nerv; (*V. lat.*) Seiten-Gefäß; (*V. méd.*) mittleres Gefäß. — Cette. — Vergrößerung 100-fach. (Nach Marc de Selys-Longchamps)

Figur 64.

13.

Alle oligomeren Würmer haben eine vorwiegend aus Längsmuskelfasern bestehende Muskulatur unter der Haut. Muskulatur

Diese Faserzüge sind zu Längsmuskel-Bändern zusammengefaßt, dorsalen und ventralen (Figur 64). Aus diesem Material werden in jedem Leibes-Abschnitte besondere Muskelbündel entwickelt, je nach den besonderen Bedürfnissen dieser Abschnitte: *bei den Brachiopoda* im Rumpfe, wegen der von dort aus zu bewegenden beiden Schilde, *bei den Sagitten* im Halse, zur Bewegung der Greifhaken-Systeme und seitlichen Skelettspangen, und im Rüssel zur Bewegung der Zähne und Lateralschienen (Figur 38), *bei den Enteropneusta* im Rüssel und im Halse (Figur 40, 41), um beide zu einem Bohr-Organ zusammenzufassen, *bei den*



Figur 65.

Figur 65. OLIGOMERA: BRYOZOA GYMNOLAEMA, »Meeres-Bryozoen«. — *Membranipora pilosa* (Pallas) Johnston (*Larve »Cyphonautes pilosa«* Schneider *dieser Bryozoen-Art*): *aus einem Längsschnitte durch die Corona* (siehe Figur 27 und 60), bei dem die Corona retrahiert war. Links ist der dorsale Muskel in seinen spiraligen Ästen getroffen, rechts der hintere laterale Muskel. Vorn begleiten Nervenbündel die spiraligen Äste des dorsalen Muskels. Die Muskelfasern sind quergestreift. Die Larve ist während der Schwebeperiode allein auf die Tätigkeit der quergestreiften Muskulatur angewiesen. Die glatten Muskeln zeigen teils überhaupt keine Kontraktion (Schalen-Schließer), teils fällt ihre Tätigkeit in das Stadium der Metamorphose. — Larve aus dem Frühjahrs-Auftrieb von Villefranche-sur-mer. (Nach Kupelwieser 1905)

Phoronidea, die in Schloten auf- und niedersteigen, im Hinterleibe, *bei den Pterobranchia*, gewandten Kletter- und Kriechtieren, in allen 3 Segmenten, und *bei den Bryozoa*, als mit dem Rumpfe eingeschachtelten Zwergen, fast nur im Halse. Die Erforschung dieser Muskelzüge steht *bei den meisten Gruppen* noch aus.

In geringem Maße sind auch *hier und da* transversale Züge und parietale Ringmuskeln ausgebildet. Schräge Muskelzüge, als Organe der Rumpfhöhle, sind *für die Chaetognatha* kennzeichnend. Bei den Gattungen *Spadella* Langerhans und *Eukrohnia und Heterokrohnia* Ritter-Záhony durchsetzen sie den ventralen Teil dieser Höhle. Wieweit solche Züge an der Bildung der Muskulatur der beiden vorderen Höhlen beteiligt sind, bedarf noch der Untersuchung. Wandständige Ringmuskulatur zeigt sich sehr deutlich *bei den Phoronidea*, wo sie als eine völlig zusammenhängende, dünne Schicht auftritt, und dann gleich wieder *bei den Bryozoa*, wo sie aber nur noch eine gänzlich aufgelöste Lage bildet (Figur 34). *Je höher die Gruppe im System* steht, desto geringer ist die Masse der parietalen Muskelzüge. Kann die Verringerung der Ringmuskulatur *bei den Bryozoa* noch als Funktion der geringen Größe dieser Tiere verstanden werden, so muß sie bei den höheren Ordnungen andere Gründe haben. *Von den Sagittoidea an* wird sie gänzlich vermißt. Oder ist sie übersehen worden?

Es möge hier auch noch die andere Frage notiert werden: stammt die Ringmuskulatur vom Ektoderm (Figur 51)? Oder ist auch sie mesodermalen Ursprungs?

Der feineren Struktur nach sind die Muskelfasern der Oligomeren — so wird ziemlich unbedenklich fast überall geantwortet — quergestreifte Fasern (Figur 65). Das wird in dieser Verallgemeinerung nicht richtig sein. Die Längsmuskel-Faser *der Phoronis* ist längsgestreift (Cori 1890). Die Retraktoren *der*

cyclostomen Meeres-Bryozoen sind quergestreift (Borg 1923), *bei Ctenostomen* und *Cheilostomen* sind sie glatt gefunden worden (Marcus 1926). Sphinkter und Extensoren des Vestibulums *der cyclostomen Bryozoa* bestehen aus glatter Muskulatur.

14.

Bewimperung

Alle oligomeren Würmer haben Flimmer-Zilien auf der Epidermis und nutzen die durch die Zilien erzeugte Bewegung aus zum Herbeistrudeln von Atemwasser, von Nahrungskörperchen und — *bei freilebenden Larven* — zur Ortsbewegung.

Die geringste Zahl von Wimpern kommt *bei den Chaetognatha* vor, wo die Zilien ganz auf die Corona ciliata beschränkt sind (Figur 38).

Bei allen übrigen Oligomera ist mindestens der Hals bewimpert, und dort namentlich der Tentakel-Behang.

Alle 3 Leibes-Abschnitte sind *bei den Branchiotrema* bewimpert.

Die Tentaculata sind überall da nicht bewimpert, wo ihre Haut zusammenhängend verkrustet ist.

Über die Bewimperung der inneren Hohlräume, des Darmrohrs und der Leibeshöhlen, läßt sich noch kein zusammenhängendes Bild gewinnen.

15.

Skelette

Alle oligomeren Würmer sind mit gut ausgebildeten Skeletten ausgestattet.

Skelette eigener Art sind bereits die Gehäuse, in denen *manche unserer Würmer* stecken (Figur 1, 3, 4, 8, 9, 11, 16, 17).

Äußere Skelette entstehen im einfachsten Falle in Form kutikularer Partikel an den freien Flächen der Epidermis-Zellen. Solche, an feine Panzer-Hemden erinnernde Skelette liegen zum Beispiel auf den Rüsseln *der Eichelwürmer*.

Stärkere äußere Skelette entstehen durch Kutikularisierung ganzer Flächen der Haut: *bei den meisten Bryozoa* (Figur 4) und *den Brachiopoda* (Figur 5, 6).

Innere Skelette entstehen als basale Membranen der Haut und der mesodermalen Gewebe, sowie durch Zusammenwachsen dieser Membranen. Im einzelnen fehlt es darüber noch an Klarheit. Doch finden sich solche durch Zusammenwachsen entstandene Skelette als Grenzmembranen *bei den Eichelwürmern*, in den Greifhaken und Zähnen *der Chaetognatha*, sowie in deren »spangenartigen, aus ziemlich fester Substanz bestehenden, subkutikularen Skelett-Teilen« am »Kopfe«.

Denkbar sind endlich noch aus Kutikula und Grenzmembranen zusammengeschossene Skelett-Stücke. Als ein solches Gebilde mag das im Halse *der Eichelwürmer* vorkommende Skelett zu betrachten sein, das aus Eichelskelett + chondroidem Gewebe besteht.

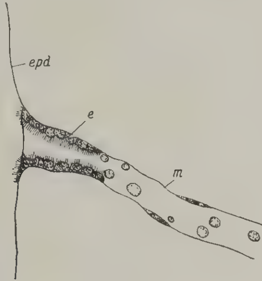
16.

Nieren

Alle oligomeren Würmer unterhalten in mindestens einem der beiden ersten Körper-Abschnitte Beziehungen zur Außenwelt durch Zölomodukte, die als Harnleiter fungieren. Der 3te Körper-Abschnitt ist stets nach außen hin abgeschlossen, hat niemals im eigentlichen Sinne Nieren-Kanälchen.

(a) Sollten die Rüssel *der 3 ersten Ordnungen,* die *der niederen Scheinwürmer,* Harnleiter haben, so könnten das nur Protonephridien sein.

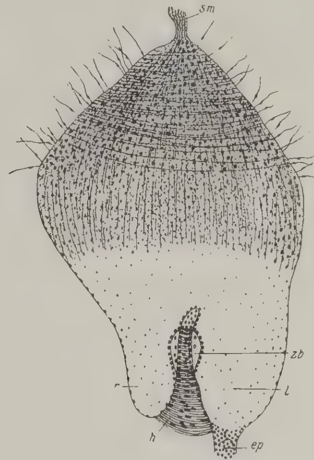
Protonephridien sind Haarröhrchen, die vom Ektoderm her in parenchymatöse Räume eindringen und dort *durch Wimper-Flammen als Motoren* die Ableitung der Exkrete besorgen. Zur Anlage solcher Röhren sind in allen 3 Fällen die Epistome *der Tentaculaten* zu klein. Wohl aber können Protonephridien *in Jugend-Stadien dieser Würmer* beobachtet werden, freilich auch hier nicht in den Epistomen.



Figur 66.



Figur 67.



Figur 68.

Figur 66. Oligomera: Enteropneusta. — *Balanoglossus clavigerus* delle Chiaje: *Eichel-Pforte einer Larve.* (*epd*) Epidermis; (*e*) ektodermaler und (*m*) mesodermaler Teil der Eichel-Pforte. Der Porus der Eichel-Pforte liegt bei dieser Art genau dorso-median. Nach Heider wird er von rosettenförmig gestellten Zellen umsäumt. In etwas älteren Stadien scheinen diese Zellen nach innen zu wuchern, wodurch ein kurzer ektodermaler Kanal gebildet wird, mit dem der dorsale Zipfel des Hydrozöls verbunden ist. (Aus Bronn-van der Horst 1934, nach Stiasny)

Figur 67. Oligomera: Enteropneusta. — *Glossobalanus minutus*: *Kragen-Pforte* im Querschnitt. Vergrößerung 85-fach. Die Kragen-Pforte hat die Form eines Rohres, das an der dorsalen Seite eine Längsfalte aufweist, wodurch das Lumen auf dem Querschnitt halbmondförmig erscheint. (Nach Spengel, aus van der Horst-Bronn 1927)

Figur 68. Oligomera: Enteropneusta. — *Eichel-Zölom einer der Metamorphose nahen Tornaria.* (*ep*) Eichel-Porus; (*h*) Herz-Blase; (*l*) linke dorsale Eichelzölom-Tasche; (*r*) rechte dorsale Eichelzölom-Tasche; (*sm*) Scheitel-Muskel; (*zb*) zentraler Blutraum. Vergrößerung 75-fach. (Nach Spengel, aus van der Horst-Bronn 1934)

(b) Im Rüssel *der Sagittoidea,* dem durch die Zähne gekennzeichneten keilförmigen vordersten Körper-Abschnitte, ist eine Nieren-Mündung in Form des Porus des Retrozerebralorganes vorhanden. Derart gebaute Harnleiter sind bereits Metanephridien (Figur 38, 68).

Metanephridien sind an beiden Enden offene Röhrchen, die, wie die Protonephridien, *von außen her* in die sackförmige Leibeshöhle vorstoßen und so deren Verbindung mit der Außenwelt herstellen. Das Treib-Organ solcher Harnleiter kann gleich vorn am Eingang in Form von Wimper-Zellen liegen (Figur 66, 67, 68) oder durch die Zölom-Bewimperung tief im Inneren geliefert werden (Figur 69, 70, 71).

Ähnlich wie die Harnleiter im Rüssel der Sagitten sind die Harnleiter *des Vorderleibes bei den höheren Scheinwürmern* gebaut.

Sie liegen *bei den Pterobranchia* im Kopfschilde und gewinnen in dem stielförmigen Verbindungsstücke des Kopfschildes mit dem Halse durch 1 oder 2 Poren die Verbindung mit der Außenwelt (Figur 42).

Ebenso steht es um *das Prozölom der Enteropneusta* und seine Ausmündung (Figur 36, 66, 67, 68).

(c) *Die Sagitten* verfügen vermutlich (siehe Delage & Hérouard 1897 und Moltschanoff 1909) über 2 gesonderte Zölom-Säcke im Halse mit je 1 Porus, also über 2 Metanephridien.

Metanephridien in dem von uns umgrenzten Sinne haben endlich auch *die Pterobranchia* und *die Enteropneusta in den Zölomen des Halses* und ihrer Pforten. Bateson »hat ziemlich überzeugend — und weiter sind wir auch heute noch nicht durch Mangel an genauen Experimenten gekommen — zeigen können, daß der Glomerulus als ein Exkretions-Organ aufzufassen ist. Dieser Ansicht hat sich auch Spengel, der das Gebilde als Glomerulus bezeichnete, später angeschlossen. Die Exkretionsstoffe, welche durch den Glomerulus ausgeschieden werden, gelangen in das Eichelzölom und können von da aus durch den Eichelporus nach außen befördert werden. Daß ein nach außen gerichteter Wasserstrom durch die Eichelpforte besteht, hat Bateson gezeigt. In dem Wasser suspendierte Tusche oder Karmin wird nicht in das Eichelzölom aufgenommen. Hingegen werden diese Stoffe, in das Eichelzölom injiziert, mit Sicherheit durch den Porus nach außen befördert. Das einzige Organ der Eichel, welches einen solchen nach außen gerichteten Wasserstrom unterhalten kann, ist der mit dem Blutgefäß-System in engstem Zusammenhang stehende Glomerulus. Aus diesem Experiment Batesons und aus dem Bau des Organs geht mit großer Sicherheit hervor, daß der Glomerulus ein Exkretions-Organ ist« (van der Horst 1930).

(d) Der Hals *der Süßwasser-Bryozoen* hat ein Metanephridium in Form des Gabelkanales mit seinem Porus (Figur 33), das durch Wimper-Trichter auch Beziehungen zum Metazöl aufnimmt — oder aufnehmen soll.

Ein Metanephridium mit einem Flimmer-Trichter am inneren Ende des Rohres ist ein zugleich den Gonaden als Ausführgang dienendes Organ, also ein Urogenitalgang. Solche Organe kommen im Bereiche der Oligomeren *nur bei den Tentaculata* vor und werden am besten unter dem Stichwort Segmentalorgane behandelt. Zu den Segmentalorganen in dem so umrissenen Sinne gehört zum Beispiel *bei den Meeres-Bryozoen* auch der zur Ei-Ablage verwendete Porus, den Prouho bei *Farrella repens* van Beneden und *Hypophorella expansa* zwischen Tentakelbasis und Ganglion gefunden hat, sowie das Intertentakularorgan *einiger Membranipora- und Alcyonidium-Arten*, ein bewimperter Ausleitungs-Apparat, der Exkrete ableiten soll und außerdem die Eier in der Umgebung des Diaphragmas des Muttertieres ablegt und fixiert.

17.

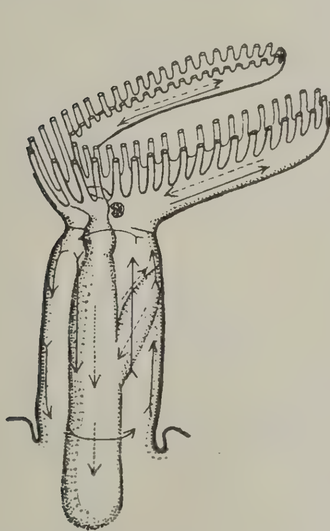
Gonaden

Alle oligomeren Würmer haben im Metazöl, und nur dort, Gonaden. Dieser Satz versteht sich bereits aus These 12, wo einleitend über die Zölome gehandelt wird. Hier sei nur noch bemerkt, daß, wenn in der Leibeshöhle männliche und weibliche Gonaden zugleich erscheinen, die weiblichen alsdann an der vorderen Querwand liegen, die männlichen weiter hinten: *Bryozoa* (Figur 34) und *Chaetognatha* (Figur 7, 37, 63).

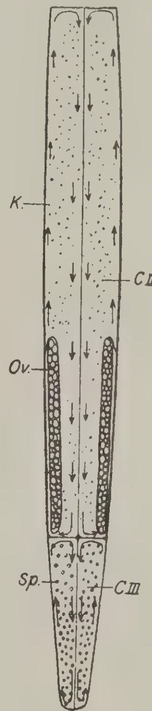
18 und 19.

Über das Blutgefäß-System und das Nerven-System lassen sich Sätze, die *das allen Ordnungen Gemeinsame* herausheben sollen, noch nicht aufstellen. Blutgefäße und Nerven

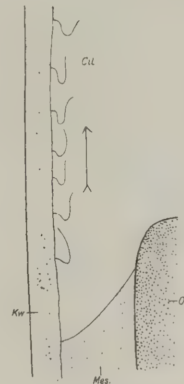
Am ersten würde das künftighin Erfolg versprechen für das Thema von dem primitiven zölomatischen Kreislaufe, wenn die von Anton Meyer (seit 1926) angebahnten Forschungen *über die Süßwasser-Bryozoen*, (*Brachiopoden*) und *Sagittoideen hinaus* fortgeführt würden (Figur 69, 70, 71).



Figur 69. Oligomera: Phylactolaema, »Süßwasser-Bryozoen«. — Schema der *zirkulatorischen Strömung der Zölom-Flüssigkeit einer phylactolämen Bryozoe*, — auf Grundlage von *Cristatella* und *Plumatella*.
(Bild und Text nach Anton Meyer 1927)



Figur 70.



Figur 71. Oligomera: Chaetognatha (Sagittoidea). — *Sagitta*: *Zölom-Bewimperung* im Zölom II. (*Kw.*) Körper-Wand; (*Mes.*) Mesenteriallamelle; (*Ov.*) Ovarium; (*Cil.*) Zilien. Nach dem Leben. 373-fache Vergrößerung. (Bild und Text nach Anton Meyer 1927)

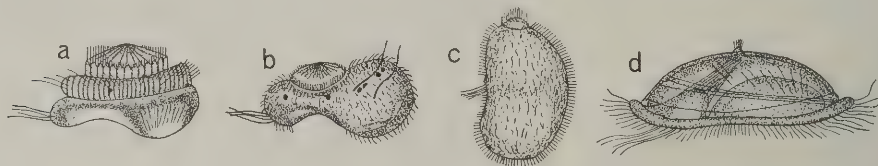
Figur 70. Oligomera: Chaetognatha (Sagittoidea). — *Rumpf einer Sagitta*: *Schema der Zirkulation der Zölom-Flüssigkeit* im II. und III. Zölom-Sack. (*K.*) nichtzelluläre Korpuskeln; (*Ov.*) Ovarium; (*Sp.*) männliche Geschlechts-Produkte. Die Pfeile weisen die Strömungs-Richtung. (Bild und Text von Anton Meyer 1927)

Zu dem Thema Nerven-System wäre vielleicht zu bemerken, daß die Anhäufung der im Schlundringe vereinigten Ganglien zu Knoten — »Gehirn« und »Bauch-Knoten« — *bei den verschiedenen Ordnungen* an verschiedenen Stellen vollzogen werden kann, ohne daß dadurch ihre Kennzeichnung als Gehirn und Bauch-Knoten litte. So liegt *bei den Sagittoidea* das Gehirn auf dem 1ten, der Bauch-Knoten an dem 3ten Segmente, *bei den Brachiopoda* das Gehirn auf dem 1ten, der Bauch-Knoten im 2ten Segmente, — das 3te wäre hierzu wegen seiner starken Verkrustung ungeeignet . . . Es kommt also wohl nur darauf an, daß die Ganglien überhaupt angehäuft und zu einem Schlundringe zusammengefaßt werden, wo das geschieht, ist weniger wichtig. Diese Ganglien-Knoten sind ja doch wohl auch nur »Umschaltbretter«, nicht eigentlich zentrale Organe.

Anmerkung zu 1 bis 19. — Es mag auffallen, daß bei der Durchforschung des Subphylums nach den allen Oligomeren gemeinsamen Zügen *so verhältnismäßig selten die Rede von den Bryozoa ist*, und das um so mehr, als *die Bryozoa* mit mehr als 8-mal so viel Arten vertreten sind als *alle übrigen Ordnungen zusammen*. Der Grund dafür dürfte zuerst darin liegen, daß *die Bryozoa* wegen ihrer geringen Größe gewisse Bauelemente unterdrücken müssen, und sodann darin, daß *alle ihre Arten* das Gebiet des Allgemeinen auf den kürzesten Wegen und sehr schnell durchschreiten und sich alsdann sofort die entlegensten Randgebiete des Phylums erobern und diese, und nur diese, als erfindungsreiche Spezialisten besiedeln.

Ontogenie

Zweitausendachthundert Arten oligomerer Würmer kennt die heutige Forschung: so müßten wir über mindestens zweitausendachthundert Biographien verfügen, wenn unser Urteil über das ontogenetische Geschehen in der Gruppe sicher gehen sollte. Wir haben nicht eine, die vollständig genug wäre, nur einige wenige gute Anfänge und sonst nur Bruchstücke, Krümel.



Figur 72. Oligomera: Bryozoa phylactolaema. — *Atypische Larven verschiedener Bryozoen.* ***a*** *Membraniporella nitida*; ***b*** *Hippothoa hyalina*; ***c*** *Bowerbankia pustulosa*; ***d*** *Flustrella hispida.* (Aus von Buddenbrock 1933)

Unter diesen Umständen müßte jeder Versuch, Allgemeingültiges zu sagen, von vornherein bemißtraut werden. Das ist jedoch bisher so gut wie nie geschehen. Fast durchweg wird auch heute noch das Material überbewertet, und die gebotene kritische Besinnung bleibt nahezu überall außer acht.

(1) *Bei den Meeres-Bryozoen* kommen Larven vor, die an *die Trochophoren der Ringelwürmer* erinnern. Doch kommen nur die freilebenden unter ihnen, wie *Cyphonautes* (Figur 27), der *bei den Anneliden* verwirklichten Norm näher.

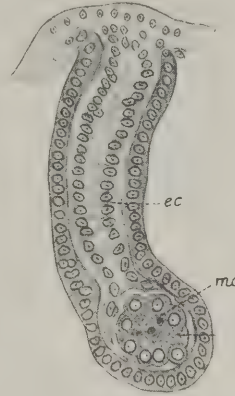
Alle Larven, die in Bruträumen heranwachsen (Figur 72) sind abnorm. Es finden sich bei ihnen leicht die 3 Wimperkränze der *freilebenden Trochophoren* verändert, und stets ist auch der Darm stark reduziert.

(2) *Die Süßwasser-Bryozoen*, die sich wohl nie im Freien entfalten, erinnern noch trotz ihrer Einschließung in Hüllen an den Bau der Trochophoren. Sie setzen sich durch einen als Wulst angedeuteten Wimperring (den vorderen oder den mittleren, welcher, sei dahingestellt) mit der Hüllenwand in Verbindung (Plazenta) und bilden für eine kurze Zeit ihres Lebens aus dem Materiale, das unmittelbar hinter dem hinteren circoralen Wimperringe liegt, den Kragen oder Mantel *der Brachiopoda*, wie die Kopfkappe *der Sagittoidea* vor (Figur 73, 74 *rf*, 75).

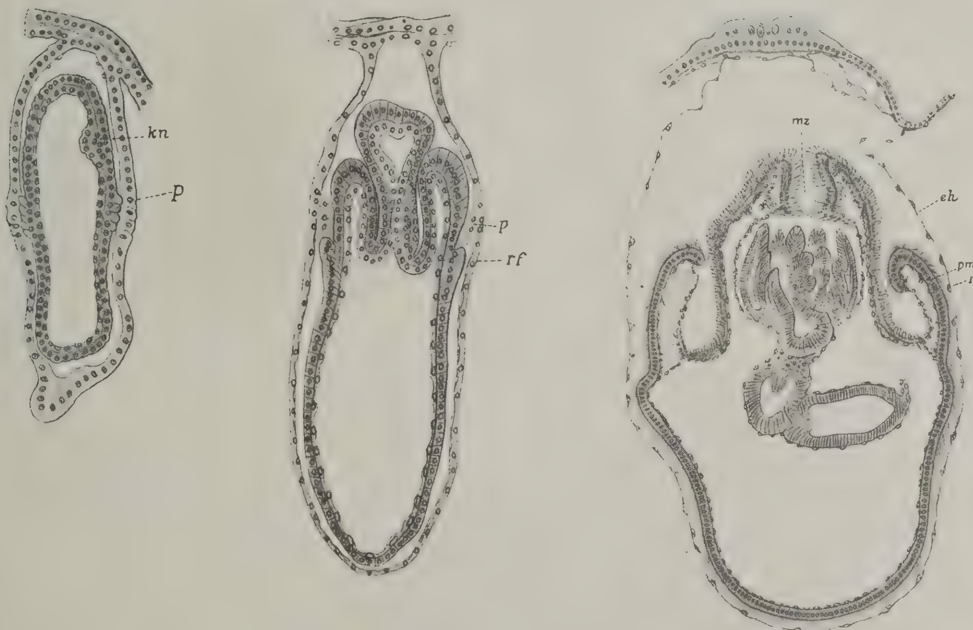
(3) *Die Phoronidea* und *die Brachiopoda* gehen durch tentakulate Larven-Stadien, das heißt durch Stadien, die da, wo *die Trochophoren der Anneliden* den 2ten Wimperring haben, sehr früh schon Tentakel (unter dem Wimperringe) ausbilden (Figur 24, 28).

(4) *Die Sagitten*, Tiere, die nie freilebende Larven haben, erinnern aber doch auch *als Erwachsene* noch an den Bau *einer Trochophora*: die Zähnchen entsprechen dem 1ten Wimperringe, die Greifhaken dem 2ten und die Corona ciliata entspricht dem 3ten (Figur 38), also dem in der Nähe des Afters liegenden Ringe. Wenn diese Deutung richtig ist, so besagt sie, daß die beiden vorderen Ringe anderen

Figur 73. Oligomera: Süsswasser-Bryozoen. — *Plumatella* Linnaeus: *Polypid-Knospe* mit *einer Morula* in ihrem unteren Ende. 350-fach vergrößert. (*ec*) Ektoderm; (*mo*) Morula.
Die Eier entstehen aus Zellen des Mesoderms in einem von Mesoderm-Epithel überkleideten traubigen Ovarium. — Die Befruchtung findet im Ovarium statt. — Nach der Befruchtung wird das Ei von einer polypidartigen, in unmittelbarer Nähe des Eierstocks der Cystid-Wandung entsprossenen Knospe aufgenommen. — Die Furchung des Eies ist keine totale. Die Teil-Zellen erscheinen zunächst verschiedenartig. — Die Morula entwickelt sich unter Streckung und Ausbildung eines inneren Hohlraums zur Blastula.
(Nach Kraepelin 1892)

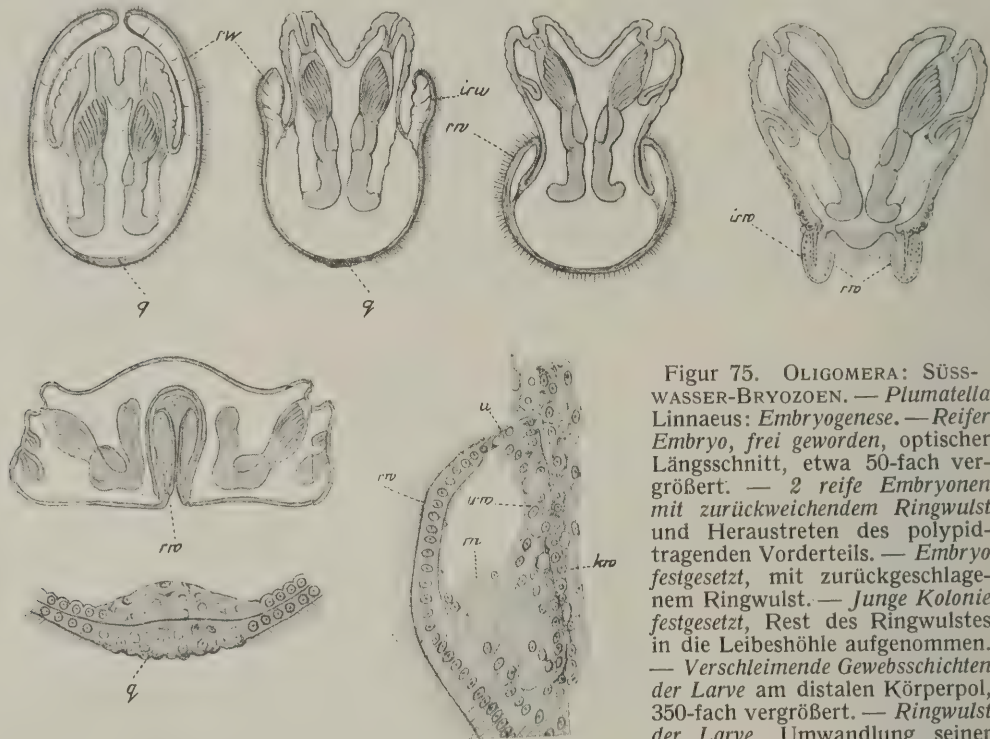


Figur 73.



Figur 74. Oligomera: Süsswasser-Bryozoen. — *Plumatella* Linnaeus: *Embryogenese*. Zweischichtiger Embryo in der Polypid-Knospe, mit Plazenta. 160-fach vergrößert. — Dasselbe mit Auftreten des Ringwulstes. — Fast fertiger Embryo in der Polypid-Knospe. — (*eh*) Embryonalhülle; (*kn*) Polypid-Knospe; (*mz*) Mündungszone; (*p*) Plazenta; (*pm*) Parietalmuskeln; (*rf*) Ringfalte. Zur Befestigung des Embryos in der Polypid-Knospe *während der mittleren Entwickelungs-Stadien* bildet sich durch zylindrische Verlängerung von Ektoderm-Zellen *eine sogenannte Plazenta* aus, welche verschwindet, wenn *der Ringwulst oder Mantel* zur Entwickelung gelangt. — Die Polypide entstehen in der Zweizahl am proximalen Pole der Larve durch Einstülpung beider Leibesschichten. — Die Larve gelangt nach außen nach Zerreißung der zu einem zarten Epithel unter gänzlichem Schwunde der ektodermalen Elemente ausgedehnten Aufnahmeknospe. — Beim Festsetzen der Larve verschleimen die Zellschichten am distalen Pole und vermitteln das Ankleben.
(Nach Kraepelin 1892)

Charakters sind als der hintere. Das trifft auch *für alle bisher bekannt gewordenen freilebenden Oligomeren-Larven* zu und bekräftigt damit den Befund *bei den Chaetognatha.* Zu fragen bleibt aber noch, wieso die Corona ciliata dem analen Wimperkranze entsprechen könne, wo doch in ihr auch nicht die Spur einer After-Öffnung erscheine. Nun: dieser After, der jetzt vor dem Körper-Ende und ventral vor einer Querwand des Körper-Hohlraumes liegt, hat einmal im Laufe der Ontogenese



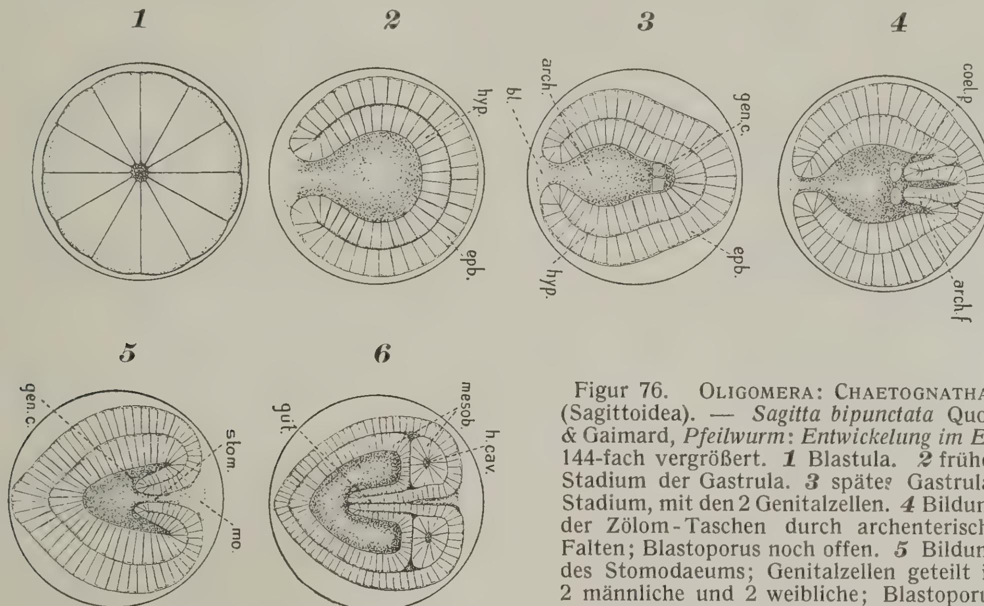
Figur 75. Oligomera: Süsswasser-Bryozoen. — *Plumatella* Linnaeus: *Embryogenese.* — *Reifer Embryo, frei geworden,* optischer Längsschnitt, etwa 50-fach vergrößert. — *2 reife Embryonen mit zurückweichendem Ringwulst* und Heraustreten des polypidtragenden Vorderteils. — *Embryo festgesetzt,* mit zurückgeschlagenem Ringwulst. — *Junge Kolonie festgesetzt,* Rest des Ringwulstes in die Leibeshöhle aufgenommen. — *Verschleimende Gewebsschichten der Larve* am distalen Körperpol, 350-fach vergrößert. — *Ringwulst der Larve,* Umwandlung seiner Zellen in definitive Körperwand, 300-fach vergrößert. — (*irw*) innere (absteigende) Wandung des Ringwulstes; (*kw*) Körperwand des postembryonalen Stockes; (*m*) Mesoderm; (*q*) verschleimende Basalzellen des Embryos; (*rw*) äußere (aufsteigende) Wandung des Ringwulstes; (*u*) Umbiegungsstelle der äußeren (aufsteigenden) Wandung des Ringwulstes in die innere.

Beim Festsetzen der Larve verschleimen die Zellschichten am distalen Pole und vermitteln das Ankleben. — Das Heraustreten des polypidtragenden Teils der Larve aus dem Ringwulst erfolgt durch Muskeldruck. Sodann wird die flimmernde Embryonalhülle an der Umbiegungsstelle durch einen Umwandlungsprozeß unter Verlust der Zilien in definitive Körperwandung umgeformt. Der Rest des nach unten und innen eingeschlagenen Ringwulstes wird in das Innere der Körperhöhle hineingenommen und hier assimiliert. (Nach Kraepelin 1892)

am jetzigen äußersten, hintersten Ende des Leibes gelegen und hat erst nachträglich den jetzigen Platz eingenommen. So kann also der Körper wohl einmal in der Gegend des ehemals letzten Darmstückes von einem Wimperringe umgeben gewesen sein! Und gelöst mag sich diese nur topographisch zu bewertende Verbindung zwischen Wimperring und After *in ähnlicher Weise* haben, wie sich ähnliche Beziehungen *bei den Kamptozoen-Larven* noch immer vor unseren Augen lösen.

Im übrigen ist bei der Beurteilung der *Sagitten-Entfaltung* besondere Vorsicht geboten. So ist zum Beispiel das, was in den Büchern sehr oft noch Gastrula genannt wird, schon lange keine Gastrula mehr. Gastrula ist nur das sehr schlichte Stadium 2 in Figur 76, das sehr schnell durchlaufen wird.

Ehe über die besondere Normalität *der Sagitten-Entwickelung* noch weiter so wie bisher orakelt wird, seien die Wege durch die Gedanken Garbowskis darüber verlegt. Bevor nicht diese Bedenken widerlegt oder verdaut sind, ist alles weitere Reden aussichtslos. — »Man befrage sich ums Phänomen« (Goethe), so schwer das auch (— im technischen Sinne schwer —) gerade hier zu bewältigen ist und — immer bleiben wird.



Figur 76. Oligomera: Chaetognatha (Sagittoidea). — *Sagitta bipunctata* Quoy & Gaimard, *Pfeilwurm*: *Entwickelung im Ei*. 144-fach vergrößert. *1* Blastula. *2* frühes Stadium der Gastrula. *3* späte? Gastrula-Stadium, mit den 2 Genitalzellen. *4* Bildung der Zölom-Taschen durch archenterische Falten; Blastoporus noch offen. *5* Bildung des Stomodaeums; Genitalzellen geteilt in 2 männliche und 2 weibliche; Blastoporus geschlossen. *6* Kopfhöhlen gebildet; die archenterischen Falten wachsen nach rückwärts. (*epb.*) Epiblast, Epiderm; (*hyp.*) Hypoblast, Entoderm; (*arch.*) Archenteron, »Urdarm«; (*bl.*) Blastoporus, »Urmund«; (*gen.c.*) primitive »generative Zellen, »Urgenitalzellen«; (*coel.p.*) primitive Taschen der Leibeshöhle; (*arch.f.*) Falten der archenterischen Wand; (*mo.*) primitiver Mund; (*stom.*) Stomodaeum; (*h.cav.*) Kopf-Höhle; (*gut.*) Entwickelung des Darmes; (*mesob.*) Mesoblast, Mesoderm.
(Bilder und Text nach Burfield 1927)

»Die Entwickelung von *Sagitta*« (schreibt Tad. Garbowski 1903), »so verschieden sie in der Wirklichkeit« von *den Spongien*, *Coelenteraten* und *niederen Würmern* »sein mag, weist dennoch gewisse Berührungspunkte mit *Rotatorien* auf. Erstens wird bei ihr der Darm als funktionsfähiges Organ ziemlich spät zur Entwickelung gebracht; zweitens wird anfänglich auch in diesem Falle das Entoderm vom Ektoderm durch die Gesamtanlage des Mesoderms getrennt (Figur 77). Die Hauptsache liegt darin, daß das embolierte Primordialorgan kein Entoblast, sondern Mesoblast ist, obwohl es regelrecht eingestülpt erscheint und aus einer sehr typischen, vielleicht der eigentlichsten „Gastrula" im ganzen Bereiche der tierischen Entwickelung hervorgegangen ist. Der ganze eingestülpte Epithelsack differenziert sich bilateral zu Peritonealsäcken der definitiven Leibeshöhle. Am Grunde des vermeintlichen Darmes liegt die ebenfalls bilaterale Anlage des zwitterigen Keimepithels. Erst nachher kommt oberhalb der Propagations-Zellen teils durch reges epitheliales Wachstum, teils durch Faltungsprozesse, als eine unpaare, axial orientierte Ausstülpung des Mesoblastsackes, der Darm zur Entwickelung. Für *Sagitta* ist demnach die von *anderen verwandten Formen*, besonders von dem mit ihr nur zu oft

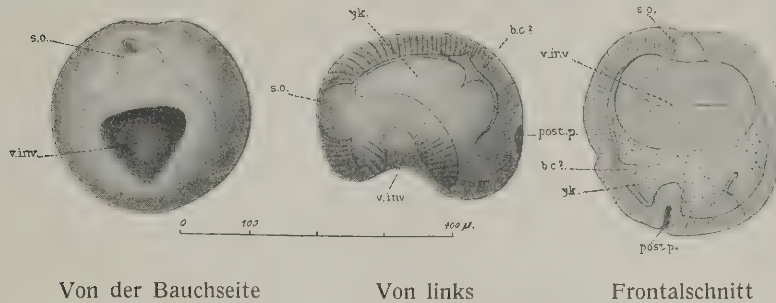
vollkommen grundlos in Parallele gestellten *Amphioxus* verschiedene Nacheinanderfolge der Entwickelung der Hauptgewebe charakteristisch. Infolgedessen haben wir *bei Sagitta*, anstatt mit einer „Gastrula“ (geschweige denn „Archigastrula“!) mit einer Coelomula zu thun, deren beide Primitivorgane dem Ekto- und Mesoblast entsprechen; die vermeintliche Urmundöffnung des jugendlichen Keimes ist gar keine Mundöffnung, der vermeintliche Urdarm gar kein Darm und seine Wände kein Entoderm. Alle diese Thatsachen würden weit weniger unangenehm klingen, wenn wir von den willkürlich eingetragenen Kategorien der Keimblätter absähen; alsdann würden wir in der Thatsache der dem Darme vorauseilenden Leibeshöhlen-Anlage durchaus nichts Befremdendes erblicken; vielmehr eine in verschiedenen Gruppen aus Gründen, die zu erforschen sind, wiederkehrende Erscheinung.«



Figur 77.

Figur 77. Oligomera: Chaetognatha (Sagittoidea). — *Invaginations-Vorgang bei Sagitta* (O. Hertwig). Links früheres, rechts späteres Stadium. — Diagramm nach Tad. Garbowski 1903. — Im Original ist das Ektoderm schwarz, das Entoderm grau, das Mesoderm braun und die Urgenitalzelle gelb wiedergegeben; alle Höhlen, mit Ausnahme der Darmhöhle, sind weiß ausgespart. Diese Farbenunterschiede versagen in unsrer Wiedergabe in der rechten Hälfte der Zeichnung: als Entoderm ist darin nur der 13 Millimeter lange, senkrechte, gerade Zellstreifen gedacht; die vom unteren Körperende bis zum inneren Darmende reichende Tasche stellt Mesoderm dar. Bei den Chaetognathen »ereignet sich das Merkwürdige, daß zuerst der Coelomsack von der Blastula aus durch Invagination gebildet wird und nachher der Darm als Derivat der Leibeshöhle seinen Ursprung nimmt und dies durch Wachstumsprozesse, die sich ohne Schwierigkeit auf Faltenausstülpung zurückführen ließen. Wie man sieht, kann die Leibeshöhle, auch dort, wo sie als sackförmige Falte angelegt wird, entweder vor dem Darme oder aus dem Darme oder erst aus einem Derivate des Darmes zur Anlage gelangen.« (Nach Garbowski 1903). — Anmerkung des Herausgebers: In der linken Hälfte des Bildes hat der Autor die sackförmige Falte grau angegeben, in seiner Deutung ist sie aber Mesoderm, hätte also braun angelegt werden müssen.

»Bei *Sagitta* gibt es« (bemerkt Garbowski 1903 ferner) »nichts weniger als primordiale Gastraleinstülpung (Figur 77). Was sich einstülpt, ist eher die sekundäre Leibeshöhle, ein Peritonealsack. Möge man uns nicht entgegenhalten, die paarige Zölom-Aussackung sei eine notwendige und in ihrer Ausgiebigkeit gerade für *Chaetognathen* charakteristische Differenzierung, welcher das schon eingestülpte Archenteron unterworfen wäre. In der einfachen Einstülpung der vermeintlichen Gastrula der *Sagitta* sind die Wände des definitiven Darmes — also das Entoderm — noch gar nicht vorhanden. Die entodermale Partie des Epithels wird erst sekundär zwischen den Propogations-Zellen, welche den Apex der Einstülpungswölbung einnehmen, angelegt; durch nachträgliche, lebhafte Zellvermehrung kommt zwischen den künftigen Gonaden eine Faltung zur Ausbildung, die sich röhrenförmig gegen den Apikalpol des Keimes vertieft und den Mitteldarm liefert. Das ganze Epithel, das sich von den Rändern des vermeintlichen Urmundes bis zur Anlage der Gonaden erstreckt, ist von Anfang an als Mesoderm, als primäres Peritoneum determiniert. Der Urmund der Autoren ist somit eher eine Pronephridialöffnung, weil er direkt in die Leibeshöhle führt; der eigentliche Urmund im Sinne der Gastraea-Theorie wäre aber neben den Gonaden-Zellen, am Grunde des primären Einstülpungs-Sackes zu suchen, denn dort geht die eigentliche embolische Gastrulation vor sich. Der Pseudoblastoporus schließt



Von der Bauchseite — Von links — Frontalschnitt

Figur 78. Oligomera: Pterobranchia (Cephalodiscidae). — *Cephalodiscus* (*Demiothecia*) *gracilis* Harmer 1905: *3 Embryonen.* (*s.o.*) Sinnes-Organ, Scheitel-Platte; (*v.inv.*) ventrale Einfaltung. — (*post.p.*) hintere Vertiefung [der spätere Saugnapf am hinteren Ende des Stieles]; (*yk.*) Dottermasse; (*b.c.*[2]) Lage des Kragen-Zöloms. — In dem optischen Schnitte korrespondieren die Einschnürungen an den Seiten der Dotter-Masse *yk.* mit denen, wo man an anderen Präparaten die Kragen-Zölome findet; (*v.inv.*) zeigt hier die äußere Öffnung der ventralen Vertiefung. — Von der Ostküste der Insel Borneo. (Nach Harmer 1905)



Figur 79.

Figur 79. Polychaeta Sedentaria (Serpulidae). — *Spirorbis laevis* Quatrefages: *Seitenansicht eines erwachsenen Individuums.* Am Vorderende, aus dem »Kragen« herausragend, die gefiederte Tentakelkrone mit dem Operculum, das in seiner Höhlung eine Anzahl von Eiern enthält. Thorakalregion vorn mit borstentragenden Parapodien und mit Thorakalmembran. Es folgt eine längere, borstenlose Region. Hinter dieser die dünnere Abdominalregion wieder mit Borsten. Durch die Körperwand schimmern hindurch der Ösophagus, die Magenerweiterung, der gewundene Mitteldarm; ferner die Eier am Ende der Zwischenregion, während das Abdomen des hermaphroditen Wurmes mit Spermamassen erfüllt ist. Leben in weißen, spiralig gewundenen Kalkröhren, die auf dem Untergrund festsitzen. Im Atlantischen Ozean und Mittelmeer. Vergrößerung 100-fach. (Nach Claparède)

sich übrigens sehr bald und die Analöffnung wird nachher selbständig angelegt. Anhangsweise möchte ich an diese Ausführung die Bemerkung knüpfen, daß Schimkewitsch (1896) die „Gastrulation“ gewisser *Copepoden* in sinnreicher Weise mit der Gastrulation der *Sagitta* verglichen hat, was wenig bekannt sein dürfte; nur wären die Wände des bei *Sagitta* eingestülpten Sackes bei seinen *parasitischen Copepoden* vornehmlich an der Oberfläche des Eies ausgebreitet.«

(5) *Bei den Pterobranchia* tritt schon sehr früh in der Larven-Entfaltung die Tupfscheibe des Kopfschildes auf (Figur 78, 21, 20), sowie auch bereits der Stiel, in Form seines Saugnapfes (Figur 21, 78).

Diese überraschenden Funde geben Anlaß zu der Bemerkung, daß *bei allen Oligomeren* ein geradezu überstürztes Tempo in der Durchfigurierung der einzelnen Takte und Sätze jeder der 6 Melodien herrscht. Das darf bei der Beurteilung der Klassen und Ordnungen nie vergessen werden. Es liegt hier das bereits 1877 von Ray Lankester bemerkte und als precocious segregation bezeichnete Phänomen vor: frühzeitige Sonderung. (Die übliche Übersetzung »vorzeitige« verfehlt den Sinn um etwas.)

Stammesgeschichte

Lameere hat sich 1931 auf die Frage, wie seine **derosomen Würmer** — die Molluscoidea (*Phoronidea, Bryozoa, Brachiopoda und Chaetognatha*) und die Hydrocoelier (*Pterobranchia, Balanoglossa und Echinoderma*) — abzuleiten seien, die Antwort gegeben: Tous ces Animaux ont l'organisation fondamentale *du type Phoronidien*, qui lui-même, s'il existait seul, pourrait être considéré comme étant *un Néréidien microphage* de la catégorie des Cryptocéphales. Les Dérosomes constituent, par conséquent, un groupe de Vers issus de formes déjà supérieures.

Wie die Cryptocephalen (Figur 79; siehe im übrigen dieses Handbuch, Zweiter Band Zweite Hälfte *Vermes Polymera* Seite (7) 198 bis 202: Serpulimorpha) sind die Derosomen im Prinzip tubicole Nereïden, ohne Pharynx und mit hohlen Palpen, die zusammen den Lophophor bilden und in Form verzweigter, bewimperter Fortsätze sowohl als Kiemen wie als Plankton-Fänger wirken. Was sie grundlegend unterscheidet, ist die ventrale Aussackung der Körperwand, der das Eingeweide derart folgt, daß der Wurm senkrecht zu seiner Längsachse ausgewachsen ist. Diese Achse ist sehr kurz. Der After nimmt denselben Platz ein wie bei der Larve, dorsal, an der Mündung der Röhre, in der der ganze Bruchsack steckt, — eine sehr günstige Anordnung für das Auswerfen der Fäzes, die nicht in einer Rille emporsteigen müssen wie bei den Cryptocephalen, deren After am Grunde der Wohnröhre liegt.

Diese entschlossene Zusammenballung einer großen Tier-Gruppe zu einem Grund-Typ, der genau so lebt, wie er gefordert wird (*Phoroniden*), und dessen Zurückführung auf ebenfalls noch lebende Formen (*Spirorbiden*), würde wohl auch nach dem Sinne Haeckels gewesen sein, der 1896 schrieb (— in diesem Augenblicke nicht der idealistische Morphologe, der er sonst war, der er auch war —), *die Phoronaria* seien Sabellenähnliche Brachelminthen mit Chitinröhre.

Doch sei dem, wie ihm wolle, völlig befriedigende Antworten auf solche Fragen sind ja doch nicht zu erhalten.

Definition

Soll nunmehr eine kurze, aber hinreichende Definition der Gruppe gegeben werden, so laute diese:

Die Vermes Oligomera sind aus 3 Segmenten bestehende derosome Würmer

— mit Metanephridien als Exkretions-Organen, (die zuweilen, bei der tentaculaten Gruppe, mit Genitalgängen gekoppelt, als Segmentalorgane auftreten können).

Die Vermes Polymera, Annelida, wären alsdann aus 3 Segmenten aufgebaute gestreckte, orthosome Würmer, die

zwischen das 3te und 2te Segment (— das hintere und mittlere —) noch x, aus Teloblasten hergestellte Teloblastomeren einschalten und ihre Zölom-Exkrete zusamt den Gameten durch Segmentalorgane ausführen.

Die Vermes Amera sind ungegliederte Würmer

— mit Protonephridien, und also separaten Genitalgängen.

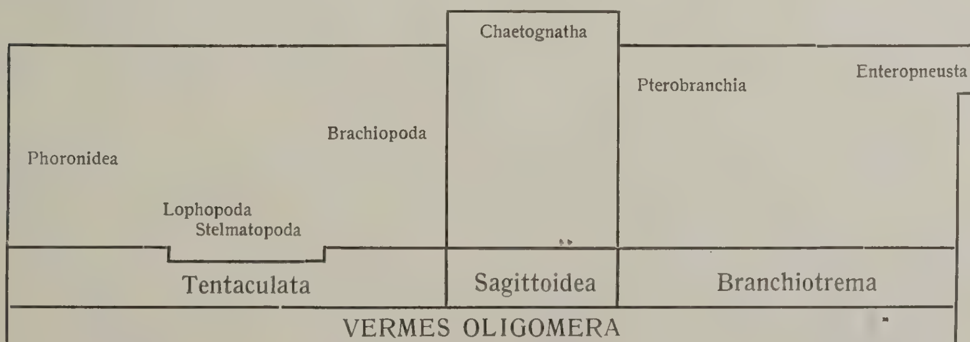
Wie sich schon bei der Herausarbeitung des Allgemeinen in der Naturgeschichte der Oligomeren fast auf Schritt und Tritt ergeben hat, ordnen sich die 6 Ordnungen ohne Zwang zu 3 Klassen, die so aufeinanderfolgen: Klassifikation

Subphylum Vermes Oligomera

Vermes derosoma partim Lameere — Brachelminthes — Brachionozoa — Buschwürmer im weitesten Sinne — Brachiata im weitesten Sinne — Tracheliozoa — Tentaculata im weitesten Sinne — Mystacina — Stylochida — Paurometamerata — Trimeria.

1. Klasse: Tentaculata.
   1. Ordnung: Phoronidea.
   2. Ordnung: Bryozoa.
   3. Ordnung: Brachiopoda.
2. Klasse: Sagittoidea.
   4. Ordnung: Chaetognatha.
3. Klasse: Branchiotrema.
   5. Ordnung: Pterobranchia.
   6. Ordnung: Enteropneusta.

Die Potestas clavium haben in jedem Falle *die Sagitten.* Sie holen zunächst einmal aus der tiefststehenden, der tentakulaten Gruppe *die Brachiopoda* zu sich heran und verbinden sich *mit den differenziertesten Oligomeren* durch die bei ihnen zum ersten Male auftretende gleichmäßige Durchbildung der 3 Leibeshöhlen. Das würde vielleicht noch deutlicher werden, wenn es ausgesprochene Boden-Formen unter ihnen geben würde.



Literatur

Literatur über die oligomeren Würmer

Ein eigenes Schrifttum über das Subphylum gibt es noch nicht. Daher können hier nur einige der Schriften zusammengestellt werden, die uns für einzelne Gebiete wegweisend gewesen sind.

JOHANNES LEUNIS (1844) Synopsis der drei Naturreiche. Ein Handbuch für höhere Lehranstalten und für Alle, welche sich wissenschaftlich mit Naturgeschichte beschäftigen wollen. Erster Theil. Zoologie. *Hannover. Im Verlage der Hahn'schen Hofbuchhandlung. XXXII und 477 Seiten.*

EDWARD S. MORSE (1873) Embryology of Terebratulina. *Memoirs of the Boston Society of Natural History. Volume II. Part III. Number I. Seite 249 bis 264. Plate VIII und IX.*

KARL KRAEPELIN (1887) Die Deutschen Süßwasser-Bryozoen. Eine Monographie. I. Anatomisch-systematischer Teil. Mit VII Tafeln. 168 Seiten. II. Entwickelungsgeschichtlicher Teil. Mit V Tafeln. 67 Seiten. *Abhandlungen aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. Herausgegeben von dem Naturwissenschaftlichen Verein in Hamburg. Band 10.*

ARNOLD LANG (1888) Über den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere und über den Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Theilung und Knospung. 166 Seiten. *Jena, Verlag von Gustav Fischer.*

ARNOLD LANG (1894) Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Echinodermen und Enteropneusten. *4. Theil von Lang's Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. Mit 251 Abbildungen. Jena, Verlag von Gustav Fischer, 1888 bis 1894.*

A. T. MASTERMAN (1897) On the Diplochorda. 1. The Structure of Actinotrocha. 2. The Structure of Cephalodiscus. *The Quarterly Journal of Microscopical Science. New Series, No. 158 (Volume 40, Part 2, Seite 281 bis 366). London.* — Siehe auch *Volume 43, Part 2. 1899.*

H. E. ZIEGLER (1898) Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft auf der achten Jahresversammlung zu Heidelberg, den 1. bis 3. Juni 1898. Seite 14 bis 78. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann.*

FRÉDÉRIC HOUSSAY (1900) La Forme et la Vie. Essai de la Méthode mécanique en Zoologie. Avec 782 figures dans le texte. 924 Seiten. *Paris, Librairie C. Reinwald, Schleicher frères Éditeurs, 15, Rue des Saints-Pères.*

VICTOR FAUSSEK (1900) . . . VII. Was ist das Cölom? Untersuchungen über die Entwickelung der Cephalopoden. *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, zugleich ein Repertorium für Mittelmeerkunde. 14. Band, 1. und 2. Heft. Berlin, Verlag von R. Friedländer & Sohn.* (*Seite 206 bis 214.*)

KARL CAMILLO SCHNEIDER (1900) Grundzüge der thierischen Organisation. *Preußische Jahrbücher, 101. Band, Heft 1 (Juli), Seite 73 bis 99.*

EDWIN G. CONKLIN (1902) The Embryology of a Brachiopod, Terebratulina septentrionalis Couthouy. *Reprinted from Proceedings American Philosophical Society, Volume XLI, No. 168, Seite 41 bis 72; Plates I bis X.*

TAD. GARBOWSKI (1903) Morphogenetische Studien. Als Beitrag zur Methodologie zoologischer Forschung. Mit sechs chromolithographischen Tafeln. 4°. 189 Seiten. *Jena, Verlag von Gustav Fischer.*

HANS KUPELWIESER (1905) Untersuchungen über den feineren Bau und die Metamorphose des Cyphonautes. Mit 5 Tafeln und 8 Textfiguren. 51 Seiten. *Zoologica, Heft 47. Stuttgart, Verlag von Erwin Nägele.*

SIDNEY F. HARMER (1905) The Pterobranchia of the Siboga-Expedition with an Account on other Species. With 14 plates and 2 textfigures. 132 Seiten. *Siboga-Expeditie: Monographie XXVI bis of: Uitkomsten op zoologisch, botanisch, oceanographisch en geologisch Gebied verzameld in Nederlandsch Oost-Indie 1899—1900 aan boord H. M. Siboga. 132 Seiten.*

MARC DE SELYS-LONGCHAMPS (1907) Phoronis. Avec 1 figure dans le texte et 12 planches. *Herausgegeben von der Zoologischen Station zu Neapel. — 30. Monographie: Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Berlin, Verlag von R. Friedländer & Sohn.*

K. A. ANDERSSON (1907) Die Pterobranchier der Schwedischen Südpolarexpedition 1901—1903 nebst Bemerkungen über Rhabdopleura normani Allman. *Inaugural-Dissertation . . . Uppsala. Mit 8 Tafeln. Stockholm, Kungl. Boktryckeriet. P. A. Norstedt & Söner. 122 Seiten.* Sonderabdruck aus: *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolarexpedition 1901—1903, Band V, Lieferung 10.*

L. A. MOLTSCHANOFF (MOLČANOV) (1909) Die Chaetognathen des Schwarzen Meeres. *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg. (Travaux du Laboratoire Zoologique et de la Station Biologique de Sébastopol, près l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg.) Seite 887 bis 902.*

ALEXANDER SCHEPOTIEFF (1909) Die Pterobranchier des Indischen Ozeans. Mit 2 Tafeln. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere, 28. Band, Seite 429 bis 448. — Cephalodiscus (Idiothecia) indicus.*

OTTO BÜTSCHLI (1910) Vorlesungen über vergleichende Anatomie. *Erster Band, 1. Lieferung. Leipzig, Wilhelm Engelmann.*

K. HEIDER (1910) Spekulatives zur Balanoglossus-Entwickelung. Vortrag, gehalten in der 10ten Abteilung (Zoologie) der 81. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte, in Salzburg, am 22. September 1909. *Biologisches Centralblatt, Band 30, Nr. 3, ausgegeben am 1. Februar 1910. Leipzig, Verlag von Georg Thieme.*

BERTHOLD HATSCHEK (1911) Das neue zoologische System. 31 Seiten. *Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann.*

K. HEIDER (1914) Phylogenie der Wirbellosen. *Die Kultur der Gegenwart, ihre Entwicklung und ihre Ziele, herausgegeben von Paul Hinneberg. Dritter Teil, Vierte Abteilung, Vierter Band: Abstammungslehre. Systematik. Paläontologie. Biogeographie. Seite 453 bis 529. Druck und Verlag von B. G. Teubner. Leipzig-Berlin.*

A. GOETTE (1921) Die Entwicklungsgeschichte der Tiere, kritisch untersucht. Mit 102 Textfiguren. 380 Seiten. *Berlin und Leipzig, Vereinigung wissenschaftlicher Verleger Walter de Gruyter & Co.*

WILLI KUHL (1923) Das Retrocerebralorgan der Chaetognathen. Untersuchungen an Sagitta setosa J. Müll. und elegans arctica Aur. Mit 5 Tafeln. *Sonderabdruck aus den Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, Band 38, Heft 2, Seite 203 bis 220.*

EDUARD JACOBSHAGEN (1925) Allgemeine vergleichende Formenlehre der Tiere. Mit 5 farbigen Tafeln und 245 Abbildungen im Text. 258 Seiten. *Dr. Werner Klinkhardt Verlag, Leipzig.*

ADOLF SÖDERSTRÖM (1926) Gastrula und Protostoma, Planula und Blastopor, Oroproctula und Oroproctus. Eine vergleichend-embryologische Skizze. Mit 6 Abbildungen im Text. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere, Band 48, Seite 19 bis 94.*

E. MARCUS (1926) Bryozoa. *G. Grimpe & E. Wagler: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee: Lieferung IV (Teil VII. c_1). 100 Seiten, 168 Figuren. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.*

ADOLF SÖDERSTRÖM (1927) Über evolutionistische Divergenz-Morphologie und idealistische »Phylogenetische« Morphologie. 48 Seiten. *Uppsala, Almqvist & Wiksells Boktryckeri-A.-B.*

C. J. VAN DER HORST (1927 bis 1937) Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. *Vierter Band*: Vermes. *IV. Abteilung*: Tentakulaten, Chaetognathen und Hemichordaten: *2. Buch*: Chaetognathen und Hemichordaten. *Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.*

C. J. CORI (1928) Über die Entstehung der festsitzenden Lebensweise im Tierreich. *Aus dem Berichte d. Rektors d. Deutsch. Univ. Prag f. 1924/25. Prag: Deutsche Univers. 20 Seiten, 3 Figuren.*

CONSTANTIN DAWYDOFF (1928) Traité d'Embryologie comparée des Invertébrés. Préface du Pr Caullery. *Masson & Cie., Éditeurs, 120, Boul^d Saint-Germain, Paris, VIe.*

C. J. VAN DER HORST (1930) Metamerism in Enteropneusta. *Quarterly Journal of Microscopical Science, Volume 73, Part III, February, Seite 393 bis 402.*

CARL J. CORI (1931) Über die Verwandtschaft der Tierstämme in ökologischer Betrachtungsweise. Mit 106 farbigen Figuren. 39 Seiten. *Sammlung Gemeinnütziger Vorträge. Herausgegeben vom Deutschen Vereine zur Verbreitung gemeinnütziger Kenntnisse in Prag. Nr. 627/630. Vertriebsstelle der Verlagsbuchhandlung Gebrüder Stiepel Ges. m. b. H., Reichenberg. Im eigenen Verlage des Vereins, Prag II., Mezibranská 11.*

AUG. LAMEERE (1931) Précis de Zoologie, *Tome II*: Caractères fondamentaux des Coelomates, Les Vers y compris les Molluscoides, les Entéropneustes et les Echinodermes. 456 Seiten. 517 Figuren im Text. *Université de Bruxelles, Institut zoologique Torley-Rousseau, Avenue des Nations.*

C. C. JOHN (1932) On the development of Cephalodiscus. *Discovery Reports, Volume VI, pp. 191 bis 204, plates XVIII, XLIV. Issued by the Discovery Committee, Colonial Office, London on behalf of the Government of the Dependencies of the Falkland Islands. Cambridge at the University Press.*

HANS ADAM STOLTE (1932) Leibeshöhle. *Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Zweite Auflage, Sechster Band, Seite 123 bis 138. Verlag von Gustav Fischer in Jena.*

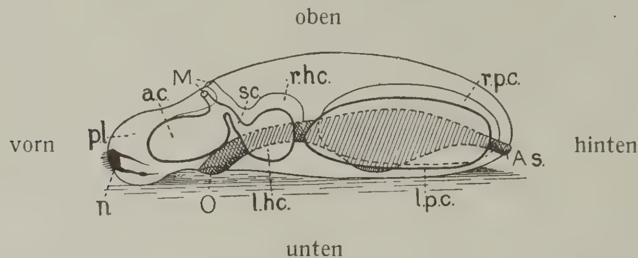
THILO KRUMBACH (1933) Über eine kriechende Ctenophore aus dem Golfe von Suez und ein paar Thesen über die Architektonik der Rippenquallen. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin, 19. Band, Seite 475 bis 479. Berlin in Kommission bei R. Friedländer & Sohn.*

JOHANNES MEISENHEIMER (1933) Exkretionsorgane. *Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Zweite Auflage, Dritter Band, Seite 902 bis 924. Jena, Gustav Fischer.*

ERICH REISINGER (1934) Zur Exkretionsphysiologie von Spadella: ein Beitrag zur Kenntnis der Chaetognathencorona. Mit 11 Abbildungen. 16 Seiten. *Thalassia, Volume I, No. 10. Deutsch-italienisches Institut für Meeresbiologie zu Rovigno d'Istria.*

G. STIASNY (1935) Beiträge zur Kenntnis der Enteropneusten des Golfes von Neapel. *Estratto dalle »Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli«, Volume XV, Fasc. I, Seite 71 bis 105.*

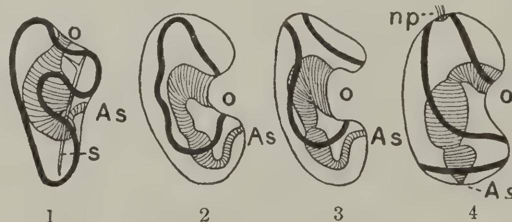
E. KORSCHELT (1936) Korschelt und Heider: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Neu bearbeitet. *Zwei Bände.* Mit 1312 Abbildungen im Text. XX, 1314 Seiten. *Verlag von Gustav Fischer in Jena.* — Hat nicht mehr benutzt werden können.



Figur 80. VERMES OLIGOMERA — ECHINODERMA. — Die Dipleurula, eine Zusammenfassung der den frühen Entfaltungs-Stadien aller Echinodermen gemeinsamen Bauelemente zu einem phylogenetischen Urbilde, das mehr oder weniger von den Dipleurula-Larven der rezenten Echinodermen wiederholt wird. — Die dem Beschauer zugewandte linke Hälfte des »Geschöpfes« ist durch kräftigere Linienführung gekennzeichnet.

Das Tier lebte im Meere. Seine lange Achse ging von vorn nach hinten und lag parallel dem Meeresboden [besser: seine — rechteckige — Symmetrie-Ebene lag mit der einen langen Kante auf dem Boden des Meeres und stand senkrecht auf ihm]. Der Mund (*O*) lag vorn und ventral, der After (*As*) hinten oder hinten-ventral. Mund und After waren durch einen Röhrendarm verbunden, der in der Mitte vielleicht einen etwas angeschwollenen Magen hatte. Rechts und links vom Darme lag das Zölom, *durch Abfaltung* vom Magen der Larve, dem Archenteron, *entstanden*, also als Enterozöl ausgebildet, und zerteilt in eine rechte und linke vordere Höhle (*a.c.*) und eine rechte und linke hintere Höhle (*r.p.c.* und *l.p.c.*). Jede der vorderen Höhlen war mit der Außenwelt durch einen Kanal verbunden, der sich durch einen dorsalen Porus (*M*) an jeder Seite der medianen Ebene öffnete; — bisweilen mochten diese beiden Pori auch zu einem verschmolzen gewesen sein. Diese Kanäle waren indirekt verbunden (*s.c.*) mit nach hinten gewandten Aussackungen des vorderen Zöloms, dem rechten und linken Hydrozöl (*r.h.c.* und *l.h.c.*). Gonaden entwickelten sich aus dem zölomischen Endothel. Das ektodermale Epithel war vermutlich bewimpert und ein Teil von ihm war in dem präoralen Lappen (*p.l.*) in ein Sinnes-Organ umgewandelt mit längeren Wimpern und unterliegendem Nerven-Zentrum (*n*), von dem 2 mit Ganglien durchsetzte Nerven nach hinten und unten zur Bauchfläche liefen. In dem mesenchymatischen Gewebe des Mesoderms, das von eingewanderten Zellen gebildet war, lag die Neigung zur Sekretion von kristallinischem Kalzium-Karbonat. Abgesehen von diesem Zuge, stimmte die Dipleurula in allen Wesenheiten mit der Larve der Enteropneusta überein, die durch Joh. Müller 1850 als Echinodermen-Larve unter dem Namen Tornaria (Figur 81, *4*) beschrieben worden war.

(Text und Bild von F. A. Bather, The Echinoderma, 1900)



Figur 81. ECHINODERMA — OLIGOMERA. — *Dipleurula-Larven*, von der rechten Seite gesehen. (Teilweise nach Lang, aus Bather 1900.) ***1*** *Pluteus* eines Echinoiden; ***2*** *Auricularia* einer Holothurie; ***3*** *Bipinnaria* eines Asteroiden; ***4*** *Tornaria* eines Enteropneusten. (*O*) Mund; (*As*) After; (*s*) Spicula; (*np*) Neuralplatte mit Zilien. Die starken Linien geben die Wimperbänder an.

Dritter Stamm der Eumetazoa
VERMES = WÜRMER

Dritter Unterstamm des Stammes der Vermes
OLIGOMERA

Erste Klasse
TENTACULATA

ZUR EINFÜHRUNG IN DIE KLASSE DER TENTACULATEN OLIGOMEREN

(Von Carl J. Cori in Prag)

In der **Klasse der Tentaculata** werden gegenwärtig die Ordnungen der Phoronidea, Bryozoa und Brachiopoda zusammengefaßt. Diese 3 Formen-Typen erhalten ihre Prägung und ihre Stellung im System durch die sekundäre Leibeshöhle und durch die geringe Zahl von nur 2 Paaren Zölom-Kammern, welche in Verbindung mit dem Akron den Körper somit aus 3 Abschnitten aufbauen.

Zu dieser Stellungnahme hat sich die Forschung allmählich auf Grund der schärferen Erfassung der Organisations-Pläne des Tierreiches durchgerungen. So vereinigte Milne Edwards (1848) die Bryozoa (Ehrenberg 1834) noch mit den Tunicata (Lamarck 1816) zur **Gruppe der Molluscoidea,** denen Huxley (1853) dann die Brachiopoda (Cuvier) angliederte. Claus (1882) schied die Tunicata aus diesem Kreise aus, so daß (nach seiner Auffassung) **die Molluscoidea** nur die Bryozoa und Brachiopoda in sich vereinen dürfen. Eine Erweiterung erfuhr dieser Formenkreis durch Hatschek (1881) dadurch, daß er die Phoronidea mit den Bryozoa (ectoprocta) (Nitzsche 1870) und den Brachiopoda in **den Tentaculata** als stammesverwandt zusammenfaßte.

Die äußere Erscheinung der Phoronidea, der Bryozoa und Brachiopoda ist so verschieden, daß sich eine Zusammengehörigkeit nicht ohne weiteres erkennen läßt. Gemeinsam im Habitusbild ist allen 3 Gruppen eine postorale Tentakel-Krone. Der Körper *der solitären* Phoronis ist ausgesprochen wurmförmig und wird von einer selbsterzeugten Sekretröhre geschützt. Den *festsitzenden und koloniebildenden* Bryozoen ist ein sackförmiger, durch eine kutikuläre Schutzhülle versteifter Körper eigentümlich, in welchen die Tentakel-Krone zurückgezogen und geborgen werden kann. Die *solitären und festsitzenden* Brachiopoden endlich haben einen gestielten, sackförmigen Körper, der durch eine 2-klappige Schale geschützt ist. So hat sich in jedem dieser Fälle die Lebensführung als ein formbildender Faktor ausgewirkt (Figur 1 bis 6).

Eine schärfere Auswertung der Baupläne dieser 3 Tier-Typen zur Zurückführung auf ein gemeinsames Grundschema wird durch Tatsachen möglich, die die Entwickelungsgeschichte und die vergleichende Anatomie liefern.

Die Entwickelungsgeschichte lehrt, daß alle 3 in Rede stehenden Bau-Typen als gemeinsames und zugleich verbindendes Merkmal eine sekundäre Leibeshöhle besitzen, die aus der Anlage von Zölom-Säcken hervorgeht. Wohl bestehen Verschiedenheiten infolge von Abänderungen des Bildungsmodus des Entomesoderms und des Zöloms, aber es lassen sich zur Behebung dieser Ungleichheiten Verbindungsbrücken finden. Die ursprünglichste Form für die Entstehung des Entomesoderms besteht bei den Brachiopoda als Enterozöl-Bildung. Davon wäre der Modus bei Phoronis in dem Sinne abzuleiten, daß hier die Enterozöl-Säckchen durch frühzeitig aus dem Entoderm auswandernde Zellen vertreten werden, die in der primären Leibeshöhle zunächst die Beschaffenheit von solitären Mesenchym-Zellen haben und sich erst in der Folge zu einem Epithel, dem Zölothel, zusammenschließen. Damit ist in bezug auf die Bildung der Entomesodermsäcke (nur auf einem Umwege) dasselbe erreicht, wie bei den Brachiopoda. Bei den durch die festsitzende Lebensweise vereinfachten Bryozoa bleibt das Entomesoderm auf dem Stadium des Mesenchyms stehen. Hier wird also ein ähnlicher Weg eingeschlagen, aber nicht zu Ende geführt, wie bei Phoronis. Das wird dadurch verständlich, daß die *Bryozoen-Larve* durch das Hervortreten und Überwuchern der vegetativen Vermehrung durch Knospung gegenüber der geschlechtlichen Fortpflanzung an organischem Verbindungswert zum *Imago* viel eingebüßt hat (Figur 61, 75).

Embryonalvorgänge der 3 Typen der Tentaculata zeigen ferner als gemeinsame Note, daß der Urmund beim Übergang von der Gastrula zur Larve entlang der Ventralseite der künftigen Hyposphäre nach der Körpermitte verschoben und in die Stomodaeum-Bildung einbezogen wird. Der After entsteht selbständig als eine neue Bildung (Figur 24, 25, 43).

Bei der Durchführung dieser embryonalen Vorgänge wird im weiteren Verlaufe in jedem der 3 Typen ein eigener Weg eingeschlagen, mit dem Ergebnis der Ausdifferenzierung zu scheinbar ganz ungleichen und nicht vergleichbaren Larven-Formen. Aber diesen liegt trotz der augenfälligen, gestaltlichen Verschiedenheiten der gemeinsame Bauplan der Trochophora zugrunde. Die bestehenden Verschiedenheiten bereiten schon die im Imago zum Ausdruck kommenden Typen-Eigenschaften vor.

Am leichtesten lassen sich die Trochophora-Eigentümlichkeiten *bei der Larve der Phoronis, der Actinotrocha,* in dem Stadium, bevor es gerade zur Bildung der Zölothel-Säckchen kommt, erkennen. Für die Bryozoa demonstriert unter ihren vielfach vereinfachten Larven-Formen *die Cyphonautes-Larve* ungezwungen die Eigenschaften der Trochophora. Bei den Brachiopoda sei an *die Larve der Gattung Argiope* gedacht (Figur 27, 44, 60, 61).

Als ein bemerkenswertes gemeinsames Merkmal in allen 3 Fällen von Larven sei hervorgehoben, daß das ventrale Gebiet der Hyposphäre mit Potenzen ausgestattet ist, im Ablauf der Metamorphose die Bildung bestimmter Körper-Regionen zu bewirken, welche für die Gestaltung *der Imago* charakteristisch sind. Bei der Phoronis geht aus diesem Gebiete der eigentliche Körper, das stiel-

oder wurmförmige Metasoma, hervor. In ähnlich ausgedehntem Maße ist dieselbe Region bei den Brachiopoda an der Bildung des Stieles und der Körperwand beteiligt. Bei den Bryozoa dagegen erfüllt die ventrale Fläche der Hyposphäre die wichtige Aufgabe einer breiten, flächenhaften, oder stielförmigen Verankerung zur Verkittung der Larve mit dem Substrat bei der Festsetzung. Die Tentakel-Krone, welche **die Bezeichnung der Tentaculata** rechtfertigt, läßt sich bei den Phoronidea und Brachiopoda auf Grund entwickelungsgeschichtlicher Momente als homologe Bildung auffassen. Bei dem 3ten Partner, bei den Bryozoa, verhilft die vergleichende Anatomie zur gleichen Auffassung. Wenn es sich schließlich um die Feststellung der Beziehungen *der Imago Phoronis, Bryozoa und Brachiopoda* handelt, so lehren die Entwickelungsgeschichte und die vergleichende Anatomie, daß sich in jedem dieser 3 Fälle die den Oligomera zukommende 3-Gliederigkeit des Körpers feststellen läßt. In diesem Sinne lassen sich unterscheiden: ein Prosoma oder Vorderkörper, ein Mesosoma oder Mittelkörper und ein Metasoma oder Hinterkörper (Figur 44, 61, 62).

Die 3 so form- und wesensverschiedenen, doch in ihren maßgebenden Eigenschaften übereinstimmenden Ordnungen der Tentaculata lassen den langen selbständigen Weg ahnen, der hier in jedem einzelnen Falle in der Stammesgeschichte zurückgelegt worden ist und zugleich erfassen, daß in ihnen uralte Bau-Typen aus grauer Zeit der Stammesgeschichte bis auf den heutigen Tag konserviert worden sind.

Als Konsequenz dieser Stellungnahme würde sich endlich ergeben, daß **den Tentaculata** eine Mittelstellung zwischen **den Protostomia** und **den Deuterostomia** zugewiesen werden müßte.

* * *

Behufs Verbindung der von Krumbach in dem Kapitel Oligomera niedergelegten Anschauungen mit jenen, welche in der anschließenden Darstellung der Phoronidea maßgebend zu sein schienen, seien im folgenden einige Hinweise gegeben.

(1) Als allgemeinste Eigenschaft der Oligomera bezeichnet Krumbach die, daß sich der Körper bei allen Vertretern dieser Gruppe nur aus 3 Gliedern aufbaut. Der Ausdruck Körperglied soll nach dem genannten Autor aber nicht in dem durch die Entwicklungsgeschichte und den Bau der Anneliden geschaffenen Begriff des Körpergliedes als Segment genommen werden, sondern Körperglied ist im regionalen Sinne gedacht.

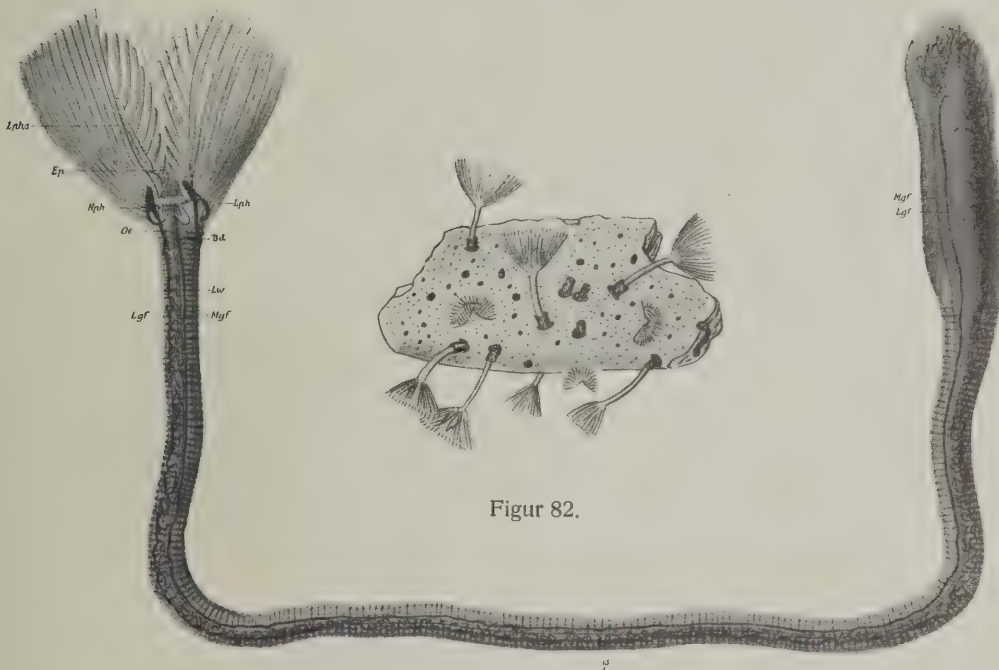
(2) Ferner sei darauf hingewiesen, daß das Prosoma bei den Vertretern der Oligomera nicht immer die gleiche Wertigkeit wie das Meso- und Metasoma besitzt. In dem einen Fall kommt es zu keiner Anlage von Entomesoderm, im anderen Falle besitzt auch der Vorderkörper Entomesoderm. Dagegen bildet dieses im Meso- und Metasoma bei allen Oligomeren die Grundlage für die Entstehung wichtiger Organe. So hat das Prosoma der Tentaculata die phylogenetische Organisationsstufe der Amera bewahrt, während das Meso-

und Metasoma die Eigenschaften von zölomatischen Segmenten besitzt. Bei den Branchiotrema dagegen läge der Fall so, daß in allen 3 Körpergliedern Entomesoderm angelegt wird und daß das zugehörige Zölom mehr oder weniger persistiert. Das besondere Unterstreichen des Entomesoderms scheint insofern berechtigt, weil die Ausbildung desselben auf Grund seiner organbildenden Potenzen schicksalbestimmend für den baulichen Aufstieg im Tierreiche wurde und gegenüber dem Amera-Zustand eine ganz neue Ära einleitete.

(3) Eine andere Frage betrifft die Verbindung des Zöloms in den einzelnen Körpergliedern mit der Außenwelt, sei es zum Zwecke der Entfernung der Exkrete aus dem Körper, sei es zur Ausleitung der Fortpflanzungs-Zellen. Hinsichtlich dieses Punktes mangelt bei den Oligomeren eine vollständige Übereinstimmung. Diese Ungleichheit braucht aber nicht schwerwiegend genommen zu werden, weil in bezug auf die Verhältnisse des Urogenitalapparates auch in anderen Tiergruppen aus verschiedenen Ursachen verschiedene Abänderungen der Norm festzustellen sind.

1. Ordnung der Tentaculata:
PHORONIDEA

(Von CARL J. CORI in Prag)



Figur 82.

Figur 83.

Figur 82. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Ein Stück einer morsch gewordenen Schale von Pecten,* die von *Phoronis hippocrepia* Wright bewohnt ist. Die Tiere sind zum Teil im entfalteten Zustand dargestellt. *Die eigentlichen, selbst gebildeten Wohnröhren* ragen mit einem kleinen Stück aus den Bohrgängen heraus. (Original)

Figur 83. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis hippocrepia* Wright. Ein aus der Wohnröhre isoliertes *Tier für eine Übersicht der Anatomie dargestellt.* (*Dd*) Dünndarm; (*Ep*) Epistom; (*Lgf*) Lateralgefäß; (*Lph*) Lophophor; (*Lpho*) Lophophor-Organ; (*Lw*) Leibeswand; (*Mgf*) Mediangefäß; (*Nph*) Nephridium; (*Oe*) Ösophagus. (Original)

Die Phoronidea sind das Substrat bewohnende, sessile Tiere mit einem wurmförmigen Körper, dessen Vorderende durch eine poststomiale Tentakelkrone gekennzeichnet ist (Figur 82, 83). Durch Sekret-Ausscheidung erzeugt die Phoronis *eine Wohn- und Schutz-Röhre,* in welcher sie sich frei bewegen kann, da die Leibeswand mit ihr nicht verwachsen ist. Der Körper der Phoronidea besteht nur aus 3 Gliedern (Regionen). Darin erscheint die Oligomerie Definition

dieser Tier-Gruppe begründet. Diese 3-Gliederigkeit[1]) ist durch entwickelungsgeschichtliche und morphologische Momente bestimmt. Es lassen sich feststellen: (1) ein Prosoma, Vorderleib, Rüssel; (2) ein Mesosoma, Mittelleib, Hals; (3) ein Metasoma, Hinterleib, Rumpf. Das Prosoma ist durch das wenig hervortretende Epistom (Acron) und durch die Mund-Öffnung gekennzeichnet. Das Mesosoma erhält äußerlich seine Note durch eine Tentakelkrone und das Metasoma, der größte, wurmförmige Abschnitt des Phoronis-Körpers beherbergt von Organen den Darm und den Urogenitalapparat. In bezug auf die Grundlagen des Baues wie sie durch die Entwickelungsgeschichte bedingt sind, ist von Bedeutung, daß Gewebslücken im Prosoma auf die primäre Leibeshöhle zurückzuführen sind, während die Körperhöhlen im Meso- und Metasoma sich als sekundäre Leibeshöhle, als Zölom erweisen, da sie aus je 1 Paar Zölomsäcken hervorgegangen sind. Durch die Berührungsflächen der beiden Zölomsack-Paare entsteht ein *als Diaphragma bezeichnetes Septum* zwischen dem Meso- und Metasoma. *Die Leibeswand* hat den Charakter eines Hautmuskelschlauches und besteht aus folgenden Schichten: zu äußerst aus dem ektodermalen Körper-Epithel, dann folgt eine kontinuierliche Ringmuskelschicht, weiter die Längsmuskulatur, die in großer Ausdehnung des Körpers in einzelne Längsmuskelbänder aufgelöst ist; die innerste Schicht bildet die Somatopleura. *Das Nerven-System* ist durchaus epithelial gelagert. Es setzt sich zusammen aus einem supraösophagealen Zerebralganglion, einem im Gebiete des Ösophagus gelegenen Nervenring und im Metasoma aus einem meist einseitig ausgebildeten Längsnerv. Besondere *Sinnes-Organe* fehlen. *Der Darm* ist hufeisenförmig gekrümmt. Das Ende des einen Darmschenkels ist durch den innerhalb des Tentakel-Kranzes gelegenen *Mund* bestimmt, der durch *eine Mundklappe*, das Epistom, geschlossen werden kann. Das andere Ende der Darmschleife bildet *der After*, der zwar dem Vorderende und dem Munde sehr genähert liegt, aber im Bereiche des Metasomas ausmündet. Es lassen sich am Darmrohr *ein Stomodaeum*, *ein Mesenteron* und ein kurzes *Proctodaeum* unterscheiden. *Das Zölothel* bildet Aufhängebänder des Darmes. Die Phoronidea besitzen ein *geschlossenes Blutgefäß-System und Blut mit Erythrozyten.* Mit der Außenwelt steht das Metasom-Zölom durch *1 Paar Nierenkanäle* vom Bau der Metanephridien in Verbindung, *die gleichzeitig als Gonodukte* (Myxonephridien) *funktionieren.* Die Phoronidea sind *Zwitter* und besitzen *getrennte Keimdrüsen.*

In ihrer Entwickelung ist *eine pelagisch lebende Larve*, Actinotrocha genannt, *mit den Charakteren einer Trochophora* eingeschaltet. Durch eine sehr merkwürdige und kompliziert verlaufende Meta-

[1]) Der Ausdruck Prosoma deckt sich nicht mit dem gleichen in der Terminologie der Anneliden in Verwendung stehenden.

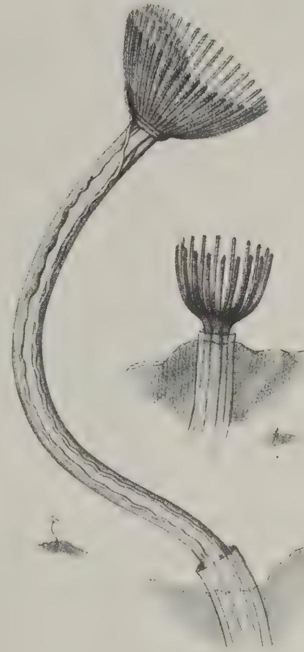
morphose wird der Larven-Zustand in den Zustand der Imago übergeführt.

Durch Regeneration können verlorengegangene Körperteile wieder ersetzt werden.

Fossil sind Phoronidea bisher nicht gefunden worden.

Erforschungsgeschichte

Im Zusammenhang damit, daß einerseits in den Entwickelungskreis der Phoroniden ein pelagisch lebendes Larven-Stadium eingeschaltet ist, deren Verwandlung nur gelegentlich beobachtet werden kann, und daß anderseits die Phoronis als eine kleine, unscheinbare Bodenform der Auffindung leicht entgeht, wird der Gang ihrer Forschungsgeschichte verständlich. Zuerst wurde die Phoronis-Larve als ein auffallender Planktont von Johannes Müller im Gebiete von Helgoland im Jahre 1845 entdeckt. Er benannte diese nach seiner Meinung selbständige Tierform *Actinotrocha*. Ein Jahrzehnt später fand Strethill Wright (1856) ein wurmförmiges Tier, das röhrenartige Gänge in einem Kalkstein oder auch in einer Austernschale bewohnte (Figur 84). Die von ihm gegebene Beschreibung der Organisation dieser Tierform ist in ihren Hauptteilen verhältnismäßig gut. Nach des Autors Meinung bestünden im Bau der Phoronis Ähnlichkeiten *mit den Polyzoa* (*Plumatella*, *Pedicellina*), *den Tunicata*, sowie auch mit *den Annelides*, bei welchen die neuentdeckte Tier-Gattung vermutlich ihren Platz finden dürfte. Die entwickelungsgeschichtlichen *Zusammenhänge der Actinotrocha mit Phoronis* stellte August Krohn (1858) damit fest, daß er die Metamorphose der Larve in die Imago beobachtete. Damit war der Lebenszyklus dieses bemerkenswerten Tier-Typus erschlossen. In der Folgezeit vertiefte die Forschung unsere Kenntnisse über die Entwickelungsgeschichte und den Bau der Phoronis. So wurde ein immer reicheres Tatsachenmaterial für die Beurteilung ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen zu anderen Tier-Klassen geschaffen. Gerade dieser Teil der Forschungsgeschichte der Phoronis hat sein besonderes Interesse, weil sich in ihm der jeweilige Standpunkt der Erkenntnis widerspiegelt. Um Wiederholungen zu vermeiden, sei auf den Abschnitt Stammesgeschichte verwiesen.



Figur 84. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Die erste und älteste Abbildung von Phoronis* von Strethill Wright, aus dem Jahre 1856. Die Abbildung links unten in natürlicher Größe und die darüber befindliche in vergrößertem Maßstab betrifft die Art *Phoronis hippocrepia*. Rechts davon ist eine zweite, von Wright aufgefundene und *Phoronis ovalis* benannte Spezies in natürlicher Größe und deren Vorderende vergrößert dargestellt. (Nach Wright 1856)

Übersicht über die Organisation

Die Ordnung Phoronidea stellt einen einheitlichen Erscheinungs-Typus und Bauplan mit geringer Neigung zur Abänderung dar. Als Hauptteile des Körpers dieser Tiere sind die Tentakel-Krone, auch Lophophor genannt, und der Leib, der Träger des Organ-Komplexes, zu unterscheiden. Eine bestimmte morphologische Fassung erhalten die beiden Körper-Abschnitte durch die Bezeichnung Pro- und Mesosomas vereint in dem Tentakel-Apparat und Metasoma für den wurmförmigen eigentlichen Körper. Die Tiere leben in selbsterzeugten Wohnröhren.

Wohnröhre. — Die Wohnröhre entsteht durch Ausscheidung eines erhärtenden Sekretes des Körper-Epithels. Gleich nach ihrer Bildung stellt sie einen zarten, völlig durchsichtigen Schlauch dar, der sich der Gestalt des

Metasomas anschmiegt. Daher hat der hintere Teil einen größeren Querschnitt als im Gebiete der Röhrenmündung. Das Hinterende der Röhre hat eine kleine Öffnung. Die frisch gebildete Wohnröhre verkittet sich mit nächstliegenden Partikelchen des Substrates (Sandkörner, Konchilien-Fragmenten und so weiter) oder Mulm oder Schlamm und erhält dadurch *bei den substratbewohnenden Phoronis-Arten* einen bestimmten Charakter (Figur 85). *Bei den in Kalkstein und Konchilien-Schalen bohrenden Arten* dagegen kleidet die Sekretröhre den Bohrgang aus, und nur das kurze, aus diesem hervorragende Mündungsstück ist mit Fremdmaterial bedeckt (Figur 86).



Figur 85. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis hippocrepia* Wright, die *im Muschelsand lebende Rasse,* welche durch *die netzförmige Anordnung der Wohnröhren* gekennzeichnet ist. (Original)



Figur 86.



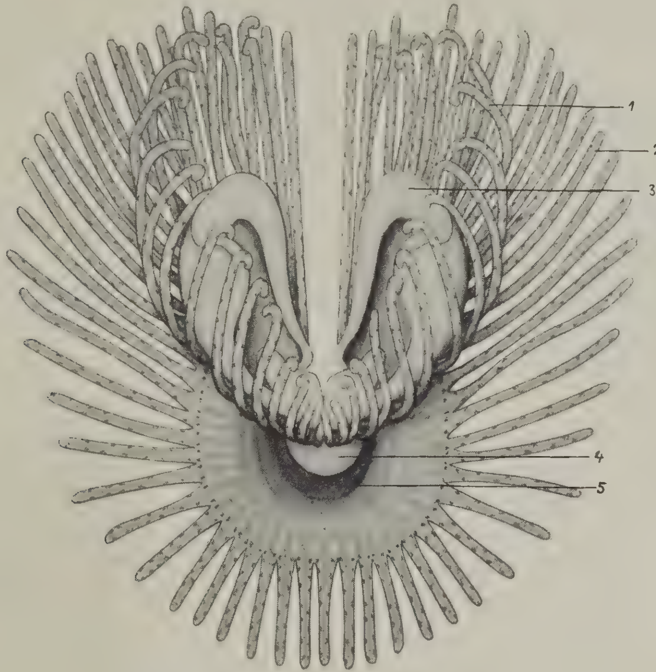
Figur 87.

Figur 86. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis hippocrepia* Wright, *forma perforans,* welche *in festem Substrat auf chemischem Wege röhrenartige Gänge* erzeugt, im vorliegenden Falle ein Stück einer von *Phoronis* besiedelten *Pecten-Schale.* Das Tier mit entfalteter Tentakel-Krone. (*1*) Ei-Gelege in der Lophophor-Konkavität; (*2*) das aus dem Bohrloch des Substrates hervorragende, mit Sandkörnchen beklebte, kurze Stück der eigentlichen Wohnröhre; (*3*) Bohrgänge von *Cliona.* Um die Darstellung nicht zu komplizieren, ist die innere Tentakelreihe nur im Bereiche der Mittellinie angedeutet. (Original)

Figur 87. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis hippocrepia* Wright, *forma perforans*: ein Stück einer von *Phoronis besiedelten und gespaltenen Austernschale* mit den von den Tieren erzeugten Bohrgängen, die zum Teil noch von den eigentlichen, durch Sekretion erzeugten Wohnröhren ausgekleidet sind. (Original)

Dadurch, daß die Wohnröhre viel länger als das Tier selbst ist, erfüllt sie die Aufgabe eines Refugium bei Störungen und Reizungen von seiten der Umwelt. *Bei den frei im Substrat lebenden Formen,* besonders in Böden von Muschelsand, können die Phoronis-Röhren durch gegenseitige Überlagerung und Verklebung netzartig verbunden sein. Ja, es kann zur Bildung eng verflochtener Gesellschaften kommen, die polsterartige Überzüge auf dem Substrat bilden, wie dies bei *Phoronis hippocrepia* Wright im Hafen von Neapel der Fall ist.

Die im massiven Substrat lebenden Phoronis erzeugen im Kalkfelsen oder in Mollusken-Gehäusen Bohrgänge als Wohnröhren auf chemischem Wege. Für diese Arten des Bohrens spricht die Glattwandigkeit der Gänge. Bevorzugt werden in solchen Fällen alte, schon morsch gewordene Schalen der Austern und Pilgermuscheln. Solche Schalen lassen sich gewöhnlich in ihre Lamellen spalten. Auf diesem Wege kann man dann auch die Anordnung der Tiere überblicken (Figur 87).



Figur 88. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis architecta* Andrews 1885: *Frontalansicht der entfalteten Tentakel-Krone.* (*1*) Tentakel der inneren Reihe; (*2*) Tentakel der äußeren Reihe; (*3*) Lophophor-Organ; (*4*) Epistom; (*5*) Mund-Öffnung. (Nach W. R. Brooks & R. P. Cowles 1905)

Auffallend ist *die nesterweise Ansiedlung zahlreicher Phoronis-Individuen.* Dafür ergibt sich vielleicht auf folgende Weise eine Erklärung. Manche Beobachtungen im Plankton rechtfertigen die Annahme der Bildung von Larven-Schwärmen. Man könnte von »Schulen« von Larven sprechen, insofern sie auf gleicher Entwickelungs- und Alters-Stufe stehen. So ist auch verständlich, daß die Kräfte, welche die Vorgänge der Verwandlung beherrschen, gleichzeitig in Wirksamkeit treten, und daß die zu Boden sinkenden und in Verwandlungsbereitschaft befindlichen Larven sich dann massiert im Substrat ansiedeln. Nach Beobachtungen von Cerfontaine (1903) und Harmer (1917) kann aber auch die autotomische Teilung zu einer Vermehrung der Individuen einer Ansiedlung führen (siehe Seite 113).

Farbe. — Die Färbung der lebenden Phoroniden läßt sich als blaß fleischfarben kennzeichnen, wenn das Tier als Ganzes betrachtet wird. An der Basis des Lophophors kann aber durch Einlagerung von karminroten Pigmentkörnchen in das Körper-Epithel eine stärker hervortretende Rotfärbung dieser

Partien bewirkt werden. Ferner können große amöboide Zellen in der Tentakel-Höhle den Eindruck von schwarzen Flecken hervorrufen. Unter dem Mikroskope erscheinen diese Zellen im auffallenden Licht hellgelb (Figur 93). In der Ausdehnung des Metasomas schimmern durch die opake Leibeswand die von dem erythrozytenhaltigen Blut rotgefärbten Blutgefäße und der Darm in braunem Farbton durch. Durch diese Momente wird bei genauerer Betrachtung das einheitliche Farbbild dieses Körper-Abschnittes unterbrochen.

Körper-Regionen. — Die Tentakel-Krone erinnert ihrer Form nach an die *gewisser Anneliden und Bryozoen.* Sie umfaßt nach der Terminologie für die Oligomera das Pro- und Mesosoma. Im Zentrum des Tentakel-Kranzes, das heißt zwischen Pro- und Metasoma, aber zu ersterem gehörend, liegt die weite, halbmondförmige Mund-Öffnung, überragt von dem Epistom (Prosoma), einer Mundklappe, die als das morphische Vorderende im Sinne eines Acrons (Region der Scheitelplatte der Trochophora-Larve) aufgefaßt werden kann (Figur 88, 95, 116, 117). Der Mund, obzwar er vermöge seiner Ausdehnung gegenüber dem geringen Umfange der Mundklappe terminal zu liegen scheint, hat in Wirklichkeit eine subterminale oder ventrale Lage. Da die Tentakel postorale Bildungen des Mundrandes sind, so wiederholt sich in ihrer Anordnung die Form des Mundes auf einem hufeisenförmigen Grundriß. Hinter dem Munde, in der Konkavität des Hufeisens, flankiert durch die Schenkel desselben, wird eine Bucht, die Lophophor-Bucht, begrenzt, die als Brutraum dient. An der äußeren Grenze dieser Lophophor-Bucht liegen medial der After und zu dessen beiden Seiten und ihm benachbart die Öffnungen der Nieren-Organe, die Nephroporen (Figur 90). Die Tentakel-Krone setzt sich vom übrigen und eigentlichen Körper, dem Metasoma, durch eine leichte Einschnürung des Körpers deutlich ab.

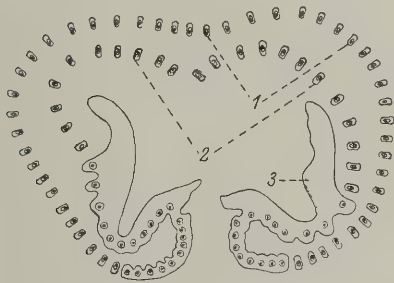
Der Metasoma-Abschnitt ist zum größten Teil dünn und drehrund, während der restliche Abschnitt die Form einer walzenförmigen Anschwellung des Körperendes hat und als Ampulle in der Literatur bezeichnet wird (Figur 83).

Die Frage nach der Orientierung des Körpers der Phoronis ist auf Grund der anatomischen Verhältnisse nicht ohne weiteres zu beantworten, und dies gelang erst durch die Verwertung entwickelungsgeschichtlicher Feststellungen. Die Sache verhält sich so. *Bei der Larve* wird das Vorderende durch die Scheitelplatte, das Hinterende durch den After bestimmt. Als Ventralregion erweist sich die Partie zwischen Mund- und After-Öffnung, die durch die Kragen-Region charakterisiert erscheint. Die Gegenseite ist die dorsale Region. *Bei der Metamorphose* geht dann der Lophophor aus der Episphäre der Larve, das ist aus dem Kopfschild und aus einem kleinen poststomialen Abschnitt hervor, der zunächst durch die larvalen später auch durch die definitiven Tentakel begrenzt wird (Figur 139).

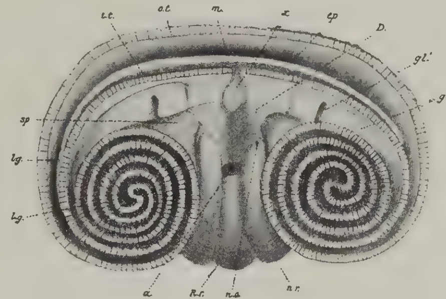
Das Metasoma wird nur aus der ventralen Partie *der Leibeswand der Larve* gebildet, während die Rückenseite *derselben* bei der Verwandlung durch Schrumpfung ganz verkürzt wird. Letzterer Vorgang hat zur Folge, daß der After in die Nähe des Mundes rückt (Figur 138). Durch Gebrauch der Bezeichnung Ventralseite für das Gebiet des verwandelten Tieres zwischen Mund und Hinterende und der Bezeichnung Dorsalseite für die Region zwischen After und

Hinterende ergäbe sich daher eine Unstimmigkeit und Unrichtigkeit vom Standpunkt der entwickelungsgeschichtlichen Betrachtungsweise. Deshalb erscheinen die Ausdrücke *oral* statt ventral und *anal* statt dorsal zweckmäßiger. Ergänzend sei auch noch erwähnt, daß die Phoroniden *ihrem Bauplane nach bilateral symmetrisch gebaut* sind, daß sich *aber* in der Längsmuskulatur durch ihre verschieden starke Ausbildung *sekundär eine gewisse Asymmetrie* herausgebildet hat. — Siehe auch »Architektonik der Oligomera« Seite (5) 45.

Nach dieser Einleitung über die Körperform soll nun auf die einzelnen Abschnitte des Phoronis-Körpers näher eingegangen werden.



Figur 89.



Figur 90.

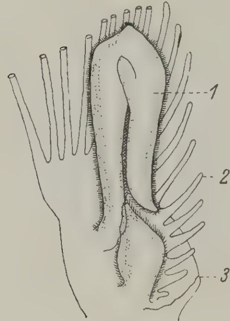
Figur 89. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Querschnitt durch die Tentakel-Krone*, um die Anordnung der Tentakel in Hufeisen-Form zu zeigen. (*1*) äußere, (*2*) innere Reihe der Tentakel; (*3*) Lophophor-Organ. (Original)

Figur 90. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis australis* Haswell 1882: *Ansicht einer Tentakel-Krone*, bei welcher die Tentakel an ihrer Basis durchschnitten sind; die spiralige Einrollung der Lophophor-Arme tritt deutlich hervor. (*a*) After; (*D*) Lophophor-Konkavität; (*ep*) Epistom; (*gl*, *gl'*) drüsige Partie der Lophophor-Konkavität an der Stelle der Lophophor-Organe *anderer Phoronis-Arten*; (*i. t.*) innere Reihe der Tentakel; (*l. g.*) Lophophor-Rinne zwischen der äußeren und inneren Tentakel-Reihe, die Rinne geht beiderseits in die Mund-Öffnung über; (*m*) Mund; (*n. o.*) rechte Nieren-Öffnung; (*n. r.*) Vorwölbung der Leibeswand durch den Ausführungsgang der rechten Niere; (*o. t.*) äußere Reihe der Tentakel; (*R. r.*) Rectum; (*sp*) die Basis des spiraligen, linken Lophophor-Armes; (*x*) Zwischenraum zwischen den medialen Enden der inneren Tentakel-Reihe. (Nach W. B. Benham 1889)

Tentakel-Krone. — Da die *Tentakel* post- und zugleich zirkumorale Bildungen sind, wird *ihre Anordnung* notwendigerweise durch die Form des Mundes in der Umrißlinie eines Hufeisens bedingt. Die Tentakel des oralen Mundrandes werden als *die äußere Reihe* und jene an der analen Seite, die zugleich anal vom Epistom angeordnet sind, als *die innere Reihe* bezeichnet (Figur 88, 89, 90). In der Mittellinie der letzteren wachsen neue Tentakel zu und in diesem Zusammenhange finden sich hier nicht nur die jüngsten, sondern auch die kürzesten Tentakel (Figur 88). *Phoronis mülleri* De Selys besitzt außerdem in der Mittellinie der Oralseite eine 2te Zuwachsstelle von Tentakeln (Figur 149). Entsprechend den seitlich gelegenen Winkeln des halbmondförmigen Mundes geht an dieser Stelle rechts und links die äußere Reihe der Tentakel in die innere über. Hier konvergieren die basalen Abschnitte derselben stärker, da auf engerem Raume mehr Tentakel aus dem Lophophor entspringen.

Die Tentakel der inneren Reihe bilden eine Reuße oder eine Art Schirm, welcher die Lophophor-Bucht überdacht und als Brutraum begrenzt und schützt.

Die Umbiegungsstelle der beiden Tentakel-Reihen beziehungsweise der Trägerteil derselben ist an der Grenze zwischen Lophophor und Metasoma *je nach der Phoronis-Art* mehr oder weniger stark entwickelt und setzt sich in verschiedenem Grade scharf ab. Diese Teile der Tentakel-Krone werden als Lophophor-Arme bezeichnet. Es gibt einige durchaus außereuropäische Spezies, wie *Phoronis buskii* Mc Intosh und *Phoronis australis* B. Benham, deren Lophophor-Arme spiralig eingerollt sind. Diese Entwickelungs-Form des Lophophors steht im Zusammenhang mit der Vermehrung der Tentakel entsprechend der bedeutenderen Größe *dieser Arten* (Figur 90, 117).



Figur 91. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Lophophor-Organ der linken Körperseite.* (*1*) Lophophor-Organ; (*2*) die gegen die Medianebene immer kleiner werdenden Tentakel der inneren Reihe; (*3*) Epistom. (Original)

Die Zahl der Tentakel schwankt *bei der Mehrzahl der Arten* zwischen 16 und 90; *bei den Formen mit eingerollten Lophophor-Armen* lassen sich bis 500 Tentakel feststellen.

Lophophor-Organ. — Mit diesem Namen werden paarige Bildungen in der Lophophor-Bucht zu beiden Seiten der Mittellinie bezeichnet, die, mit Ausnahme von *Phoronis gracilis* P. J. van Beneden, *bei allen bis jetzt bekannt gewordenen Phoronis-Arten,* allerdings nicht regelmäßig bei jedem Individuum, nachgewiesen worden sind. Die Lagebeziehung dieser Organe erfährt eine noch präzisere Charakterisierung durch den Umstand, daß sie aus dem Boden der ehemaligen Scheitelplatte der Larve, also des Akron-Gebietes hervorgehen, sich lateral vom Zerebralganglion erheben und mit diesem durch Nervenfasermasse in Verbindung stehen.

Während aber diese Organe zum Beispiel bei *Phoronis australis* B. Benham von Benham als grubenartige Vertiefungen einer umschriebenen Stelle verdichteten Epithels dargestellt werden, haben sie bei *Phoronis hippocrepia* Wright *aus dem Nordsee-Gebiet* die Form kleiner Protuberanzen, dagegen sind sie *bei den Phoronis-Arten aus dem Mittelmeer und anderen Meeren* ansehnlich groß und keulenförmig (Figur 32, 90, 88, 91).

Aus diesen Verschiedenheiten in Form und Größe läßt sich eine Entwickelungstendenz herauslesen. In diesem Sinne würde den einfachsten Zustand der Fall bei *Phoronis australis* B. Benham darstellen, bei welchem es sich nur um eine grubenartige Einsenkung handelt, ähnlich den Geruchsgruben bei *Turbellarien, Nemertinen und anderen.* Durch Wucherung des Epithels, welche die Grube begrenzt, würde der Weg zu Lophophor-Organen verschiedener Größe und Ausbildung geführt haben. Ähnliche Verhältnisse scheinen nach eigenen Beobachtungen auch bei *Phoronis hippocrepia* Wright vor Beginn der Geschlechtsperiode vorzuliegen. Die in der Körperfläche eingesenkte Epithelgrube — die man als Sinnesgrube ansprechen kann — würde bei ihrer Weiterentwickelung auf einen das Körperniveau überragenden Stiel verlagert worden sein. Eine weitere Abänderung oder Veränderung im Sinne des Wachstums beruht auf einer Annäherung der Grubenränder so, daß dann die Sinnesgrube selbst teilweise geschlossen oder nur durch einen Längsspalt nach außen zugänglich ist. Bemerkenswert ist die Beziehung zu den Nieren-Organen in der Weise, daß die Nieren-

und Geschlechts-Pori mit den Sinnesgruben durch seichte, wimpernde Rinnen in Verbindung stehen.

An dem histologischen Aufbau der Lophophor-Organe nimmt nur das vom Ektoderm abstammende Körper-Epithel Anteil. Die Außenfläche bedeckt ein kubisches Flimmer-Epithel, während die Konkavität ein Zylinder-Epithel auskleidet, dessen Zellen teils lange Wimperhaare besitzen, teils stäbchenartige Endstifte. *Am lebenden Objekte* läßt sich auch die Produktion von Schleim feststellen. Die tieferen Lagen des Epithels werden nach Angaben aller Untersucher durch Zellen vom Charakter von Ganglien-Zellen gebildet. Zu innerst folgt eine Schicht von Nervenfasermasse. Diese histologischen Verhältnisse veranlaßten W. A. Hilton (1922) in den Lophophor-Organen Sinnes-Organe zu vermuten.

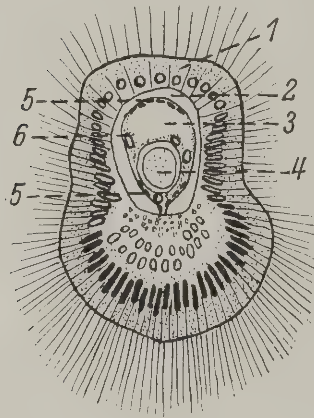
In bezug auf die Morphologie der Tentakel-Krone wären ferner auch noch die Brut-Taschen zu erwähnen, die zur Aufnahme der Ei-Gelege in der Lophophor-Konkavität dienen und von De Selys-Longchamps (1907) abgebildet und beschrieben worden sind. Nach der Meinung dieses ausgezeichneten Kenners der Phoronis-Organisation wäre es nicht unmöglich, daß es sich hier um eine Umbildung der Lophophor-Organe in die erwähnten Brut-Taschen handelt. Diese würden eigentlich nichts anderes sein, als rezessusartige Buchten an der Innenseite der Lophophor-Arme, deren Epithel durch die dichtgedrängten Kerne eine Note erhält und sich aus einheitlichen Zellen nichtdrüsigen Charakters aufbaut. Da sich die genannten Bildungen an derselben Stelle der Lophophor-Konkavität finden, wie sonst die Lophophor-Organe, liegt der Gedanke für Beziehungen zwischen Lophophor-Organ und Brut-Tasche im Sinne einer metabolischen Überführung des einen Organs in das andere nahe.

Über die funktionelle Bedeutung der Lophophor-Organe sind verschiedene Meinungen geäußert worden. Bei einer Sichtung und Abwägung der bezüglichen Tatsachen treten folgende Momente von Bedeutung hervor. Das Lophophor-Organ ist *nicht bei allen Individuen* festzustellen. Das könnte damit zusammenhängen, daß es sich entweder um Exemplare mit kürzlich regenerierten Tentakel-Kronen oder um Tiere kurz nach der Brutpflege handelt. *Die männlich sexualreifen Tiere* besitzen nämlich solche Organe, *den weiblich sexualreifen* oder den sich im Inkubations-Stadium befindlichen fehlen sie dagegen. Dafür läßt sich bei solchen eine Brut-Tasche feststellen. Daß ein gewisser Zusammenhang zwischen den Lophophor-Organen und dem Geschlechts-System vorhanden ist, dafür spricht auch das Bestehen von jenen schon erwähnten Flimmer-Rinnen, die die Nieren- und Geschlechts-Öffnungen und die Sinnesgruben in Beziehung bringen.

Dem histologischen Aufbau nach können die Lophophor-Organe vor der Laich-Periode als Sinnes-Organe gedeutet werden, die mit der Ei-Ablage eine morphische Veränderung erleiden und funktionell einer Umstellung unterworfen werden. In diesem Zusammenhang wäre auch darauf hinzuweisen, daß der Vorgang der Entleerung der Spermien und der Befruchtung der Eier noch unbekannt ist. Brooks & Cowles (1905) deuteten die Lophophor-Organe direkt als Receptacula seminis. Wenn auch der Ablauf der Geschlechts-Periode und alle damit im Zusammenhang stehenden Vorgänge hormonal reguliert sein dürften, so ist anderseits der nervöse Zusammenhang der Lophophor-Organe mit dem Zerebral-

ganglion als der Beziehungsstelle zu den Reizen der Außenwelt bemerkenswert. Immerhin ist der ganze Erscheinungskomplex, der sich bei Phoronis in der Tentakel-Krone im Zusammenhang mit der geschlechtlichen Fortpflanzung abspielt, interessant genug, um einer eingehenderen Nachprüfung wert zu sein.

Tentakel. — Der einzelne Tentakel stellt eine am distalen Ende geschlossene Röhre dar. An der Basis sind die Tentakel im Zusammenhang mit der Raumbeanspruchung seitlich von ebenen Feldern begrenzt, im distalen Teil dagegen sind sie annähernd drehrund. In der Schichtung folgen nacheinander: außen das Körper-Epithel, dann eine Stützmembran und zu innerst die peritoneale Auskleidung der Tentakelhöhle, welche ein Tentakelgefäß enthält. Das Außenfeld eines Tentakels wird von kubischem Epithel von gleichem Charakter wie das im Gebiet des Lophophors gebildet, die Seitenfelder dagegen von Zylinder-Epithel. Am oralen Felde sind die Zellen mehrschichtig angeordnet und die tiefste Partie scheint zum Teil aus Ganglien-Zellen, zum Teil aus Nervenfasermasse zu bestehen. In bezug auf die histologische Analyse des Körper-Epithels kann im allgemeinen gelten, daß es den Charakter eines gemischten Epithels hat. Dies betrifft besonders die Außenflächen der Tentakel, wo zwischen den Deck-Zellen vereinzelte Drüsen-Zellen angetroffen werden, die denen des Epithels des Metasomas gleichen. In den bisherigen Beschreibungen wird die Feststellung von Sinnes-Zellen vermißt, deren Vorhandensein im Hinblick auf die große Reizempfindlichkeit der Tentakel-Krone angenommen werden muß. Wie schon erwähnt, ist der Tentakel durchaus bewimpert. In bezug auf die Zahl und Länge der Wimpern sind aber die Seitenflächen und die oralen Flächen gegenüber dem Außenfeld bevorzugt (Figur 92).



Figur 92. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA.— *Phoronis hippocrepia* Wright: *Querschnitt durch einen Tentakel.* (*1*) kubisches Flimmer-Epithel an der Außenfläche; (*2*) Stützsubstanz; (*3*) Tentakel-Höhle; (*4*) Tentakel-Gefäß; (*5*) Längsmuskelfasern; (*6*) Mesothel. (Original)

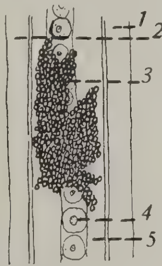
Die Stützsubstanz ist eine für den ganzen Lophophor charakteristische Bildung, die funktionell die Aufgabe eines Innenskelettes erfüllt. Im Gebiete der Lophophor-Basis bildet sie in der Leibeswand unterhalb des Ursprungs der Tentakel eine zusammenhängende Schicht, welche in arkenartige, zunächst flache, in der Richtung zu den Tentakel-Basen in immer größer werdende Falten gelegt erscheint. Diese Falten isolieren sich weiterhin voneinander und jede einzelne schließt sich zu einem Rohr für den Tentakel zusammen. Durch Mazeration des Epithels oder bei Fäulnisvorgängen absterbender Tiere läßt sich die Stützsubstanz in ihrem Zusammenhang zur Darstellung bringen. Bei stärkerer Vergrößerung ist an dem Stützgerüst eine feine Längs- und Ring-Streifung festzustellen. In der Gesamtheit verleiht diese Stützsubstanz der Tentakel-Krone eine gewisse Rigidität oder Formbeständigkeit. Als Antagonist dieses elastischen Gerüstes wirkt die Muskulatur der Tentakel (Figur 92).

Die Tentakel-Höhle wird von der Somatopleura ausgekleidet, welche durch Zellkerne und durch eine dünne Schicht von Plasma dargestellt wird, ohne daß sich Zellgrenzen nachweisen lassen.

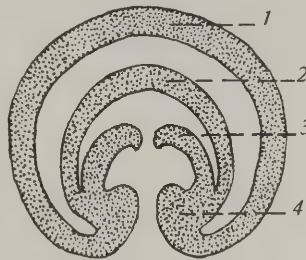
Die Eigenbewegungen der einzelnen Tentakel, die besonders an ihrem distalen Teil beobachtet werden können, kommen dank zarter Längsmuskelfasern als Differenzierungen der peritonealen Schicht zustande.

Jeder Tentakel besitzt ein am distalen Ende blind geschlossenes Blutgefäß, über dessen Lagebeziehungen und Verbindung mit dem ganzen Blutgefäß-System später berichtet werden wird (Figur 92).

In der von Leibeshöhlen-Flüssigkeit erfüllten Tentakel-Höhle können Amöbozyten und die großen Pigment-Zellen, von welchen bereits oben die Rede war, nachgewiesen werden. Je nach der Zahl, ihrer Größe und dem optischen Verhalten verleihen sie der Tentakel-Krone *der verschiedenen Phoronis-Arten* einen bestimmten Färbungscharakter (Figur 93).



Figur 93.



Figur 94.

Figur 93. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Stück eines Tentakels* mit einer amöboiden Pigment-Zelle in der Tentakel-Höhle. (*1*, *2*) Epithelwand; (*3*) Pigment-Zelle; (*4*) Tentakel-Gefäß; (*5*) Tentakel-Höhle. Nach dem Leben. (Original)

Figur 94. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis*: *Querschnitt durch die Tentakel-Krone*, zur Darstellung der Ausdehnung der Leibeshöhle in der Tentakel-Krone. Schema. (*1*) Anteil der Lophophor-Kammer an der oralen Seite des Munde; (*2*) Epistom-Höhle; (*3*) das Zölom der inneren Tentakel-Reihe; (*4*) Lophophorarm-Höhle. (Original)

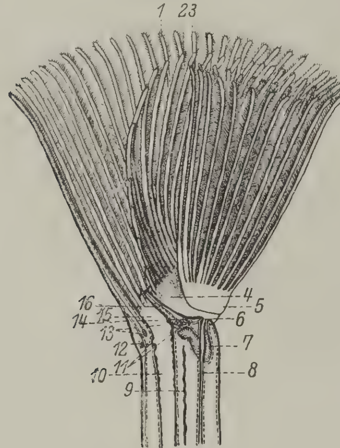
Im organischen Zusammenhang mit dem Lophophor steht ferner das Epistom, das entsprechend der Gestalt des Mundes einen halbmondförmigen Grundriß hat und als eine Falte der Körperwand die Mund-Öffnung überdacht. Von der Mittellinie, wo das Epistom am breitesten ist, verschmälert es sich nach beiden Seiten. Es stellt die morphologische Körperspitze, das Akron, dar (Figur 88, 90, 95).

Auf der analen Seite an der Grenze zwischen der Tentakel-Krone und dem Körper liegen der Anus und beiderseits von diesem die Nieren-Öffnungen. Diese Region steht morphisch und funktionell ebenfalls in Beziehungen zum Lophophor, obzwar sie eigentlich dem Metasoma angehört. *Bei den meisten Phoronis-Arten* ist diese Partie nicht besonders charakterisiert, da weder eine Afterpapille gut ausgebildet ist, noch die Nieren-Pori deutlich sichtbar sind. Nach den Abbildungen von Benham aber liegt bei *Phoronis australis* B. Benham eine richtige Afterpapille vor und eine kurze Strecke vor dieser sind die Nieren-Öffnungen auf papillenartigen Protuberanzen zu finden. Auf die Beziehungen der Nephropori zu den Lophophor-Organen wurde bereits bei Besprechung dieser hingewiesen (Figur 90).

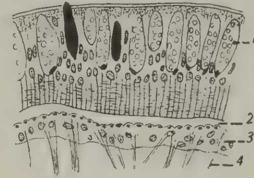
Leib. — In dem vorderen, dünnen Abschnitte des Metasoma erscheint die Leibeswand in zahlreiche Ringfalten gelegt, während sie im walzenförmig

verdickten Endabschnitt dünnwandig, glatt und daher durchscheinender ist. Sie stellt einen Hautmuskelschlauch dar und setzt sich zusammen aus dem Körper-Epithel, das an seiner freien Fläche eine zarte Kutikula ausscheidet, aus einer Ring- und Längsmuskel- und zu innerst aus einer Peritoneal-Schicht.

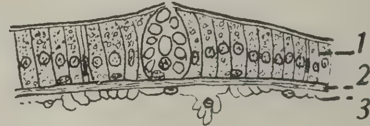
Körper-Epithel. — Der Charakter des Epithels der Leibeswand ist der eines gemischten und zum Teil eines mehrschichtigen. Eine gewisse Komplikation erfährt die Beschaffenheit des Körper-Epithels durch die Bildung von Ringfalten



Figur 95.



Figur 96.



Figur 97.

Figur 95. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *ein halbiertes Vorderende.* (*1*) äußere, (*2*) innere Tentakel-Reihe; (*3*) Umbiegungsstelle der äußeren in die innere Tentakel-Reihe; (*4*) Lophophor-Konkavität; (*5*) Lophophor; (*6*) Anus; (*7*) Nephridium; (*8*) Dünndarm; (*9*) Mediangefäß; (*10*) Ösophagus; (*11*) Diaphragma; (*12*) Ringnerv; (*13*) Lophophor-Gefäß; (*14*) Zerebralganglion; (*15*) Mund; (*16*) Epistom. (Original)

Figur 96. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Querschnitt durch die Leibeswand*, in der Höhe des Ringnervs. (*1*) Körper-Epithel, an dessen Basis die zirkulären Faserzüge des Ringnervs zu beobachten sind; (*2*) Basalmembran; (*3*) Somatopleura; (*4*) Radiärmuskelfasern. (Nach De Selys-Longchamps 1907)

Figur 97. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Querschnitt durch die Leibeswand des Ampullen-Teiles.* (*1*) Körperwand-Epithel, in der Mitte eine mit Sekret gefüllte Drüsen-Zelle; (*2*) Ringmuskelschicht; (*3*) Längsmuskulatur mit dazwischenliegenden Peritonealzellen. (Original)

in jenem Teil des Körpers, in welchem die Längsmuskulatur kräftig entwickelt ist. Die einfachsten Verhältnisse finden sich im Gebiete des ampullenartigen Hinterendes. Es herrschen hier annähernd gleichartig beschaffene, zylindrische oder auch kubische Deck-Zellen vor, zwischen welche Stütz- oder Sinnes-Zellen, sowie Drüsen-Zellen eingestreut sind. Über die Natur jener Zellen, von welchen nur ihre Kerne an der Basis des Epithels hervortreten, geben die Untersuchungen von Hilton (1922) auf Grund der Vitalfärbung in dem Sinne Aufschluß, daß es sich um Zell-Elemente handelt, die ein an der Basis des Körper-Epithels sich ausbreitendes, diffuses Nerven-System darstellen. Eine Basalmembran von wechselnder Stärke besteht auch in der Ausdehnung des Metasomas (Figur 96, 97).

Von den namhaft gemachten Zell-Sorten herrschen neben den Deck-Zellen im vorderen Abschnitt des Körpers besonders Drüsen-Zellen vor, welche Sekrete

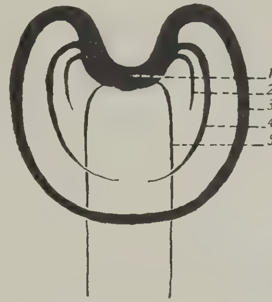
in Form kompakter Pfropfen ausscheiden. Solche Sekretpfropfen werden von Harmer als »Härchen« bezeichnet und sind sehr charakteristisch für *Phoronis gracilis* P. J. van Beneden (Figur 98).

Nerven-System

Das Nerven-System der Phoroniden hat eine durchaus epitheliale Lage. Es lassen sich an Hauptteilen unterscheiden 1 Zerebralganglion, die mit diesem in Zusammenhang stehenden Lophophor-Nerven und 1 Paar Lateralnerven; dazu kommt noch ein diffuses Nervennetz (Figur 99).



Figur 98. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis gracilis* P. J. van Beneden: *Querschnitt durch das Metasoma,* in der Höhe der Nieren. (*1*) Sekretpfropfen (von Harmer Härchen benannt) in Drüsen-Zellen; (*2*) Ösophagus; (*3*) Gabeläste des Lateralgefäßes; (*4*) Mediangefäß; (*5*) Dünndarm; (*6*) Niere. (Nach De Selys-Longchamps 1907)

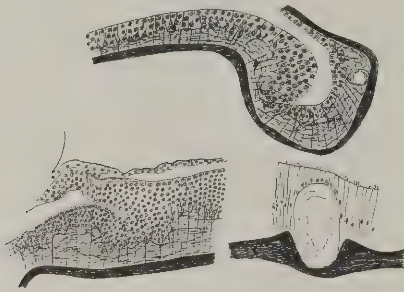


Figur 99. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis*: *Schema des zentralisierten Nerven-Systems.* (*1*) Zerebralganglion; (*2*) Nerv der Lophophor-Organe; (*3*) Ringnerv für die äußere Reihe der Tentakel; (*4*) Nerv der inneren Tentakel-Reihe; (*5*) Längsnerv. (Original)

Über den allgemein-histologischen Charakter läßt sich aus Mangel eingehender histologischer Untersuchungen nicht viel aussagen. Neuronen kommen gehäuft und eng aneinanderliegend im Zerebralganglion vor, aber wir kennen nicht einmal ihre intimere Form. Auch an anderen Stellen des Körpers, zum Beispiel in den Tentakeln, finden sich in subepithelialer Lage einzelne Zellen, die oft nur durch ihre Zellkerne angedeutet sind und die ebenfalls als Ganglien-Zellen angesprochen werden (Figur 92). Ferner wurde von allen Untersuchern die Punktsubstanz, also die fadenförmigen Fortsätze der Neuronen, als zum Nerven-System gehörend beschrieben. Einen begrüßenswerten Fortschritt bedeuten Versuche von Hilton (1922), durch Vitalfärbung mit Hilfe von Methylenblau bessere Aufschlüsse über den Bau des Nerven-Systems zu erhalten. Leider sind seine Abbildungen bei einer zu geringen Vergrößerung ausgeführt. Immerhin lieferte er den Nachweis, daß es nicht aussichtslos wäre, eine detaillierte Bearbeitung des Nerven-Systems der Phoronis in Angriff zu nehmen. In seinen Abbildungen lassen sich einerseits in das Körper-Epithel eingestreute primäre Sinnes-Zellen und anderseits subepithelial in die Leydigsche Punktsubstanz eingeschlossene, multipolare Ganglien-Zellen unterscheiden (Figur 100). Diesen Sinnes-Zellen ähnliche Elemente hat Cori (1887) durch Mazeration aus dem Epithel der Tentakel zur Darstellung gebracht.

Das Zerebralganglion wurde von Kowalewsky (1867) aufgefunden und das erste Mal beschrieben. Es findet sich als eine gegen die Leibeshöhle vorspringende Verdickung des Epithels der Leibeswand, welche die Lophophor-Bucht bildet. Dieses Areal liegt in der Region zwischen Mund und After, wobei

sich das Ganglion der oralen Fläche des Afterdarmes anschmiegt. Es hat die Form eines halbmondförmigen Körpers oder einer Spange, deren Konkavität oralwärts gerichtet ist. Das Ganglion besteht aus einem Anteil eng aneinanderliegender Nerven-Zellen etwa von der Größe von Erythrozyten und aus einer Masse Leydigscher Punktsubstanz. Von den tiefer in diese eingelagerten Neuronen lassen sich nur ihre Kerne feststellen. Je nach der Schnittführung stellt sich die Leydigsche Substanz tatsächlich als aus Punkten bestehend dar, das heißt aus den Querschnittsbildern der fadenförmigen Neuronenfortsätze. Wenn die Schnittrichtung parallel diesen verlief, so lassen sich dann deutlich parallele Faserzüge erkennen.



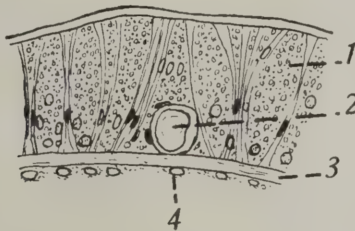
Figur 100. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis pacifica* H. B. Torrey: *Schnitte durch die Leibeswand, zum Nachweis des diffusen Nerven-Systems.* Die obenstehende Abbildung betrifft die anale Region des Lophophors, die linke untere das Gebiet des Zerebralganglions und die untere rechte illustriert einen Schnitt durch den Lateralnerven. An der Basis der erstgenannten Schnitte sind die in die nervöse Fasermasse eingestreuten bipolaren Ganglien-Zellen und die Sinnes-Zellen zwischen anderen Epithel-Zellen zu beobachten. (Nach W. A. Hilton 1922)

Mit dem Zerebralganglion stehen die Lophophor-Nerven in Verbindung. Da ist zunächst ein Nerv, welcher die äußere Reihe der Tentakel innerviert und einen geschlossenen Nervenring in der Leibeswand darstellt. In diesem Zusammenhang ist in der Literatur der Ausdruck Ringnerv gebräuchlich. Seine Lage ist durch die Ansatzstelle des Diaphragmas an der Leibeswand bestimmt (Figur 95). Äußerlich grenzt sich in dieser Zirkumferenz die Tentakel-Krone vom Metasoma durch eine seichte Ringfurche ab. Im Epithel bewirkt der Ringnerv eine leichte, gegen die Leibeshöhle vorspringende Verdickung. Dieser Nerv stellt sozusagen seitliche Fortsätze der Spange des Zerebralganglions dar. Ein 2ter, viel schwächerer Lophophor-Nerv, der die innere Reihe der Tentakel innerviert, steht an der gleichen Stelle wie die Ursprungswurzel des Ringnerves mit dem Gehirnganglions in Verbindung. Dazu kommt endlich ein 3ter, kurzer Nerv für das Lophophor-Organ (Figur 99).

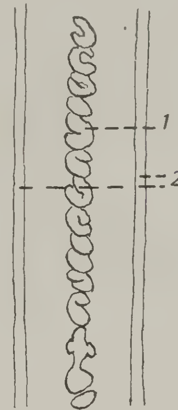
Mit dem Zerebralganglion steht ferner der Lateralnerv in Verbindung. *Bei einigen Phoronis-Arten* ist er paarig vorhanden, aber *bei den meisten* nur linksseitig ausgebildet. Die Paarigkeit stellt wohl den ursprünglichen Zustand dar. Bemerkenswert ist dabei, daß der Lateralnerv nur in der Körperhälfte ausgebildet ist, in welcher die Längsmuskulatur stärker entwickelt gefunden wird. Sollte damit nicht auf einen Zusammenhang zwischen dem Nerven und der Längsmuskulatur hingedeutet sein? Er ist in das Körperwand-Epithel eingelagert, und zwar entlang der Ansatzstelle des linken Lateralmesenteriums an der Leibeswand (Figur 101, 104, 116). Seine Ausdehnung ist einerseits durch die Stelle des Zusammenhanges mit dem Zerebralganglion, und zwar mit der Masse der Ganglien-Zellen, und anderseits dadurch bestimmt, daß seine Länge ungefähr mit der der Längsmuskelbänder übereinstimmt. In einer Querschnittserie präsentiert er sich als ein weitlumiges, von dicken Wänden gebildetes Rohr ohne erkennbaren Inhalt. Am lebenden Objekte erscheint dieser Nerv dem Beobachter als ein helles, von dicken Konturen begrenztes Band, dessen

Wände Faltungen und Knitterungen zeigen (Figur 102). Auch im lebenden Zustand lassen sich keine Inhaltsstrukturen erkennen. An beiden Enden verjüngt sich der Nerv. Die Wände des Stranges bestehen aus Zellen mit halbmondförmigen Zellkernen, und das leer erscheinende Lumen des Rohres muß man sich als von erregungsleitender Substanz erfüllt vorstellen.

Das ist alles und recht wenig, was bisher über den Bau des Nerven bekannt ist. Seiner Natur nach wurde der Lateralnerv in verschiedener Weise gedeutet. Die Mehrzahl der Untersucher vergleichen ihn mit den Neurochorden im Bauchmark *der Anneliden* und vermuten, daß er wie bei diesen zur raschen Fernleitung von Erregungen zum Muskel dient. Zur Stütze dieser Annahme müßte der feinstrukturliche Zusammen-



Figur 101.



Figur 102.

Figur 101. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Querschnitt durch die Leibeswand, mit dem Lateralnerv.* (*1*) Drüsen-Zellen, zwischen diesen Stütz-Zellen; (*2*) Lateralnerv; (*3*) Ringmuskelschicht; (*4*) Somatopleura. (Original)

Figur 102. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *ein Stück des Lateralnerven.* Nach dem Leben. (*1*) Lateralnerv; in der tortierten Beschaffenheit desselben dürfte eine Anpassung an die verschiedenen Kontraktionszustände des Metasomas oder des Hautmuskelschlauches zu erblicken sein; (*2*) Längsmuskelbänder. (Original)

hang einerseits mit dem Gehirnganglion und anderseits mit den Längsmuskelbändern ermittelt werden. Hilton (1922) deutete den Nervenstrang als ein Sinnes-Organ.

Als Sinnes-Organ wurde das Lophophor-Organ angesprochen. In der Tat hat es einen entsprechenden Anteil an Nervensubstanz (Neuronen und Leydigscher Substanz). Aber dieses Moment scheint nicht ausreichend, um es für ein spezifisches Sinnes-Organ zu erklären. Wie früher erwähnt, ist die Natur und die funktionelle Bedeutung des Organs noch eine offene Frage.

Gilchrist (1907) glaubt in der Ringfalte an der Lophophor-Basis von *Phoronopsis albomaculata* J. D. F. Gilchrist ein Geruchs-Organ gefunden zu haben.

Die Perzeption der Reize der Außenwelt werden durch einzelne Sinnes-Zellen, welche sich besonders im Epithel des aus der Wohnröhre ausgestreckten Vorderendes eingestreut finden, aufgenommen.

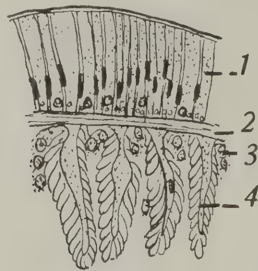
An verschiedenen Stellen des Körpers außerhalb des Gebietes der im vorhergehenden behandelten Teile des Nerven-Systems lassen sich im Körperwand-Epithel subepithelial gelegene Zellen feststellen, die Hilton (1922) für Komponenten eines Ganglien-Zellnetzes hält. Damit soll vermutet sein, daß bei Phoronis

neben dem zentralisierten Nerven-System auch noch ein diffuses Nerven-System vorhanden ist.

Das Nerven-System der Phoronis, in seinem Bau und seiner Ganzheit betrachtet, zeigt einerseits Verhältnisse, die an die *der Scoleciden* anklingen, anderseits weist es Eigenschaften auf, die als Rückbildungserscheinungen im Zusammenhang mit der festsitzenden Lebensweise ihre Erklärung finden können.

Leibeswand-muskulatur

Die Leibeswandmuskulatur besteht aus einer äußeren Ring- und aus einer inneren Ringmuskelschicht.



Figur 103. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Querschnitt durch die Leibeswand.* (*1*) Leibeswand-Epithel; (*2*) Ringmuskelschicht; (*3*) Zell-Kerne der Somatopleura; (*4*) Längsmuskelschicht, welche in gegen die Leibeshöhle vorspringende Falten, Muskelfahnen genannt, gelegt ist. (Original)

Die Ringmuskelschicht der Leibeswand des Volltieres besteht aus parallel und eng gelagerten Muskel-Zellen, die mit verjüngten Enden aneinanderstoßen. Eine stärkere Ausbildung als in der Mitte zeigt die Ringmuskulatur im vorderen und hinteren Abschnitt des Körpers.

Die Actinotrocha besitzt in der Ausdehnung der Hyposphäre eine Ringmuskulatur, und zwar bevor es noch zur Bildung der Zölomsäcke kommt (Figur 133). Es ist aber nicht festgestellt, ob diese larvale Ringmuskelschicht direkte Beziehungen zur Ringmuskulatur des Metasomas besitzt beziehungsweise aus Zellmaterial gleichen Ursprunges (Ektomesoderm?) hervorgeht.

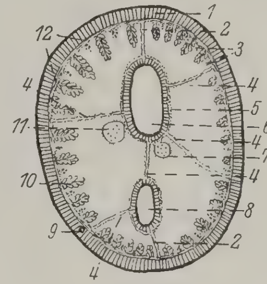
Die Längsmuskelschicht hat im Bereiche des vordersten Abschnittes des Metasomas und des ampullenartigen Teiles des Hinterendes die Form eines geschlossenen Muskelschlauches, sonst erscheint sie in Muskel-Bänder oder -Fahnen zerlegt. Diese regionalen Unterschiede treten bereits bei der Phoronis unmittelbar nach der Verwandlung sehr deutlich in Erscheinung (Figur 138).

Die Längsmuskulatur setzt sich aus Muskel-Zellen zusammen, die an beiden Enden spindelförmig zugespitzt sind und durch eine plasmatische Substanz von retikulärer Struktur zu Muskel-Fasern oder -Bändern vereinigt sind. Diese Längsmuskelbänder sind aus der Faltung eines einheitlichen Muskelschlauches hervorgegangen (Figur 103). Auf Querschnitten lassen sich alle Übergänge von dem einen ursprünglichen Zustand zum anderen feststellen. An Stellen maximaler Ausbildung der Muskelbänder (Figur 104) springen diese gegen die Leibeshöhle als Längsleisten vor, in denen die Muskel-Zellen fiederartig angeordnet sind. In den Furchen zwischen den einzelnen Muskelbändern sind meist Kerne zu Gruppen vereint, die der Somatopleura angehören. An solchen Stellen können auch Muskelfasern, die sich von der Ringmuskelschicht abzuspalten scheinen, zwischen der Leibeswand und dem Darm ausgespannt sein.

Eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit der Längsmuskulatur ist ihre asymmetrische Beschaffenheit im Gebiete ihrer maximalen Ausbildung. Die Situation ist am übersichtlichsten an einem Querschnitt zu überblicken. Es tritt dann der große Unterschied zwischen den hohen Muskelfahnen auf der linken Körperseite und sehr niedrigen auf der Gegenseite hervor (Figur 64, 104).

De Selys-Longchamps (1907) hat für *die einzelnen Phoronis-Arten und -Varietäten* durch Aufstellung einer Muskelformel Mittelwerte der Variation betreffend das Verhältnis der Verteilung hoher und niedriger Muskelfahnen zu den Mesenterien festgestellt und damit diese Muskelasymmetrie zahlenmäßig erfaßt. Eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit der Muskulatur ist die von Mac Intosh beobachtete Umlagerung der beiden Muskelschichten des Muskelschlauches in der Wand der Ampulle, indem hier die Längsmuskelschicht außen und die Ringmuskelschicht innen liegt.

Auf den Parallelismus zwischen der Asymmetrie der Längsmuskulatur und der einseitigen Ausbildung der Lateralnerven wurde Seite 84 hingewiesen.



Figur 104. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Querschnitt durch die Leibeswand des Metasomas.* (*1*) Körperwand-Epithel; (*2*) Hauptmesenterium; (*3*) Somatopleura; (*4*) Nebenmesenterium; (*5*) Splanchnopleura; (*6*) Vormagen; (*7*) Mediangefäß; (*8*) Intestinum; (*9*) linker Lateralnerv; (*10*) Muskelband der Längsmuskulatur; (*11*) Lateralgefäß; (*12*) Ringmuskelschicht. (Original)

Somatopleura. — Der peritoneale Überzug der Leibeswand ist dort, wo die Längsmuskulatur in schwächerer Ausbildung vorliegt, in der Form einer zusammenhängenden, dünnen, plasmatischen Schicht, in welcher Zell-Kerne eingebettet sind, nachweisbar. Eine Abgrenzung einzelner Zell-Individuen voneinander durch Zell-Membranen läßt sich nicht feststellen. In Regionen, in welchen es zu einer Differenzierung der Längsmuskelschicht zu Muskelbändern gekommen ist, erfüllt den Raum der Rinnen zwischen den Muskelfahnen peritoneales Gewebe, kenntlich an Gruppen eng beisammenliegender Zell-Kerne. Die Muskelbänder selbst sind aber auch von einer dünnen Schicht von Peritoneum überzogen, das sich durch seine spongiöse Beschaffenheit und durch die geringe Anzahl von Zell-Kernen auszeichnet.

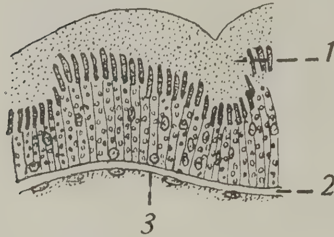
Die Somatopleura, als Ganzes betrachtet, zeigt, wie dies aus den oben angeführten Stichproben hervorgeht, eine recht verschiedene Beschaffenheit, deren Bedeutung sich aus den histologischen Bildern von konserviertem Material gar nicht erfassen läßt, denn es handelt sich hier nicht um Dauerzustände. Vielmehr muß man den Peritonealsack mit einem sehr aktiv tätigen Organ mannigfacher und wechselnder Funktionen vergleichen. Die damit bedingten Phasenzustände sind daher das Charakteristische und sie veranlassen dieses wechselvolle Bild.

Der Darm bildet eine U-förmige Schleife, deren beide Schenkel in dem wurmförmigen, langgestreckten Körper des Metasomas parallel und eng zueinander gelagert sind. Der eine Schenkel wird durch den Mund charakterisiert — man kann ihn daher als den stomialen bezeichnen —, der andere ist der durch den After bestimmte anale Schenkel. Auf die benachbarte Lage von Mund und After wurde bereits bei der Beschreibung der Tentakel-Krone hingewiesen, welche Eigentümlichkeit ihre Begründung durch die Vorgänge bei der Metamorphose findet. Der stomiale Darmschenkel ist in den Ösophagus und den Vormagen, der anale in den Magen, den Darm (Intestinum) und den Enddarm differenziert (Figur 83). Darmtraktus

Das Epistom stellt morphologisch die Körperspitze (Akron) dar; auch könnte man es als eine Oberlippe bezeichnen und funktionell erfüllt es die Aufgabe einer

Mundklappe oder eines Wächters des Mundes gegenüber Fremdkörpern, die in abnormer Stärke und Weise Reize auslösen. In diesem Klappen-Apparat geht ein fein abgestimmtes Zusammenspiel von perzipierenden Sinnes-Zellen, des Nerven-Systems und der Epistom-Muskulatur vor sich, was sich bei der Beobachtung *des lebenden Objektes* ahnen läßt. Es können parallel dem freien Epistom-Rand angeordnete Muskel-Zellen und radiär verlaufende festgestellt werden. Letztere inserieren einerseits am Epistom-Rand und anderseits an dem Diaphragma (Figur 95, 113).

Die Mund-Öffnung hat Halbmondform. Den obersten Abschnitt des Stomodaeums kann man als Mund-Höhle bezeichnen. Der sich anschließende Ösophagus verengt sich nach Art eines Trichters, dessen Wand in Ringfalten gelegt ist. In seinem oberen Teil zeigt er einen ovalen und weiterhin einen kreisrunden Querschnitt. *Am lebenden Objekt* ist die kurze Speiseröhre durch einen ockergelben Farbenton gekennzeichnet, der durch feine Pigmentkörnchen in den Epithel-Zellen bewirkt wird (Figur 105). Letztere sind ektodermaler Herkunft und haben die Form von Zylinder-Zellen, die eine sehr wirksame Bewimperung besitzen und eine deutliche Basalmembran erzeugen. Neben einer Ringmuskulatur lassen sich zahlreiche Muskel-Zellen nachweisen, die im Sinne von Radiärmuskeln einerseits am Ösophagus und anderseits an der Leibeswand inserieren (Figur 98).



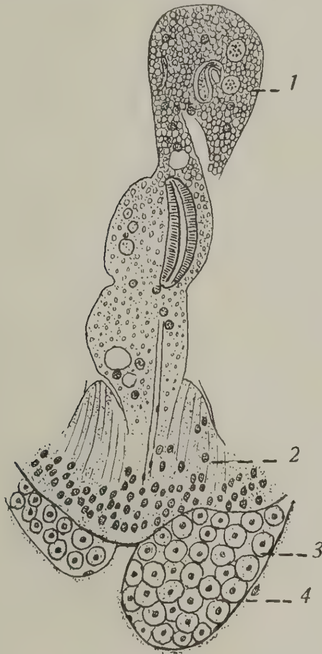
Figur 105. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Schnittbild durch den Ösophagus.* (*1*) Epithel mit Pigmentkörnchen; (*2*) Basalmembran; (*3*) Splanchnopleura. (Original)

Der Ösophagus geht ohne scharfe Grenze in den Vormagen über, welcher den stomialen Schenkel des Darmrohres bildet und sich daher durch die ganze Länge des Metasomas erstreckt. Er ist durch eine wimpernde Typhlosolis ausgezeichnet. Im Gegensatz zur Speiseröhre setzt sich hier das Epithel aus kubischen, nur schwach bewimperten Zellen zusammen. Dem Vormagen kommt lediglich eine Ringmuskulatur zu.

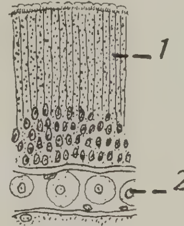
Der Magen stellt eine ansehnliche Ausweitung des Darmrohres im Gebiete des ampullenartigen Endabschnittes des Körpers dar. Dank seiner Färbung in sepiabraunem Tone und der Dünnheit der Leibeswand im Ampullen-Abschnitt läßt er sich am lebenden Objekt besser überblicken als die anderen Darmteile (Figur 83). Das den Magen auskleidende Epithel hat in seinem überwiegenden Teil den Charakter eines Wimper-Epithels. Entlang der medialen Dorsallinie ist eine Flimmer-Rinne differenziert. Die histologische Beschaffenheit des Epithels des Magens gewinnt aber je nach der Funktions-Phase ein verschiedenartiges Aussehen, insbesondere aber durch den Umstand, daß die Verdauung auf intrazellulärem Wege erfolgt. In diesem Stadium verlieren die Zellen ihren epithelialen Charakter und verschmelzen zu Synzytien in der Form von gegen das Magenlumen vorspringenden Wülsten. Die Nahrungskörper, vorwiegend Diatomeen, auch 1-zellige, unbeschalte Algen, erscheinen dann in Nahrungsvakuolen eingeschlossen. Andere Teile des Magen-Epithels lassen Zellgrenzen und einen mehr oder weniger deutlichen, hervortretenden Stäbchensaum oder kleine Protuberanzen an der freien Epithelfläche erkennen (Figur 106, 107). Für den Magen-

Abschnitt des Darmes ist die Ausbildung eines Blutsinus zwischen dem Epithel und der Splanchnopleura charakteristisch. Die Muskulatur ist hier nur sehr schwach entwickelt. Das distale Ende des Magens zeichnet sich durch eine sehr wirksame Wimperung aus und außerdem erscheint dieser Teil weniger pigmentiert. Von dem Dünndarm ist der Magen-Abschnitt durch eine Ringklappe getrennt.

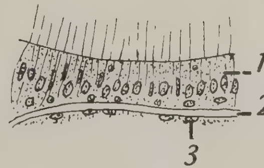
Das den Darm auskleidende Wimper-Epithel zeigt eine ähnliche Beschaffenheit wie das des Vormagens. In diesem Darm-Abschnitt ist neben einer Ringmuskel- auch eine Längsmuskel-Schicht ausgebildet (Figur 108).



Figur 106.



Figur 107.



Figur 108.

Figur 106. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Längsschnitt durch die Magenwand,* in der Phase der intrazellulären Verdauung. (*1*) zu einem Syncytium zusammengeflossene Entoderm-Zellen mit Nahrungskörper in Verdauungs-Vakuolen; (*2*) Epithel-Partien entweder im Ruhezustand oder in anderer Funktion; (*3*) Blut-Sinus; (*4*) Splanchnopleura. (Original)

Figur 107. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Schnitt durch die Magenwand.* (*1*) Epithel-Zellen mit Stäbchensaum; (*2*) Blut-Sinus. (Original)

Figur 108. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Längsschnitt durch den obersten Abschnitt des Intestinums.* (*1*) entodermales Epithel; (*2*) Muscularis; (*3*) Splanchnopleura. (Original)

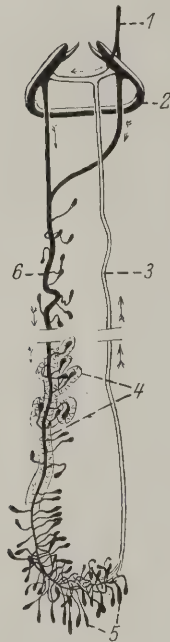
Wo das Darmrohr in die Leibeswand eingefügt ist, bildet es eine mehr oder weniger deutlich hervortretende After-Papille. Diese ist aus hohen Zylinder-Zellen aufgebaut, welche sich in ihrer Beschaffenheit sehr deutlich von den Epithel-Zellen des Darmes unterscheiden. Nach De Selys-Longchamps würde der Phoronis kein Proctodaeum oder kein Rectum zukommen. Nach unseren eigenen Beobachtungen wird das Afterfeld nach der Verwandlung von dem präanalen Wimperkranz gebildet und es scheint zu einer teilweisen Einziehung (Invagination) des larvalen Aftergebietes zu kommen. Es sind auch *bei der Larve* Muskeln, die die Invagination dieses Teiles bewirken können, vorhanden. Sie

inserieren einerseits am Analring und anderseits an der Leibeswand. Diese Momente sprächen wohl doch für die Bildung eines Proctodaeums oder Enddarmes, wenn auch in postembryonaler Zeit.

Über die Fixierung des Darmes an der Leibeswand wird später berichtet werden.

Blutgefäß-System

Das Blutgefäß-System steht in enger Beziehung zum Darmrohr; es ist ein geschlossenes und besitzt manche Besonderheiten im Vergleich *zu anderen Tier-Typen.* Es sind 2 Hauptgefäße im Metasoma, im besonderen in der Ausdehnung der Darmschleife zu unterscheiden, und zwar das Mediangefäß und das Lateralgefäß. Beide Gefäße sind mit dem oralen Darmschenkel entweder durch kurze Aufhängebänder verbunden oder sie liegen unter der Splanchnopleura. Diese beiden Gefäßzüge stehen im Bereiche des Magens durch einen kapillaren Blutsinus und in der Tentakel-Krone durch einen in der Lophophor-Höhle gelegenen Gefäßring in Verbindung. In dem Mediangefäß hat der Blutstrom die Richtung von hinten nach vorn, seiner Beschaffenheit nach ist sein Blut venös; im Lateralgefäß strömt das Blut in umgekehrter Richtung und ist arteriell. Durch den Gehalt des Blutes an hämoglobinhaltigen Erythrozyten sind die Blutgefäße, besonders am lebenden Objekte, gut zu beobachten (Figur 109).



Figur 109. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis: Schema des Blutgefäß-Systems.* (*1*) Tentakel-Gefäß; (*2*) Lophophor-Gefäß; (*3*) Mediangefäß; (*4*) Fettkörper und Gonaden; (*5*) Blindgefäße; (*6*) Lateralgefäß. (Original)

Das Mediangefäß ist das schwächere der beiden Gefäßzüge und leitet das Blut aus dem Blutsinus des Darmes ab. In seiner ganzen Ausdehnung ist dieses Gefäß ungeteilt, das heißt unverzweigt. Indem es in kurzem Abstand vom Hauptmesenterium, und zwar von jenem Teil desselben, der die beiden Darmschenkel verbindet, dem Darmrohr aufliegt, ist es in der rechten Analkammer der Leibeshöhle zu finden. Von Bedeutung in morphologischer Hinsicht ist, daß das in Rede stehende Gefäß in der dorsalen Mittellinie des Darmes der Larve entsteht. Somit würde es als Dorsalgefäß *beim erwachsenen Tier* zu bewerten sein. Ein solcher Zustand ist im Gebiete der Nieren erhalten. Im übrigen Teil des Körpers ist aber eine Lageverschiebung des Mediangefäßes nach rechts erfolgt. Dazu kommt noch, daß das Hauptmesenterium nicht in der idealen Sagittalebene des Tieres gelegen, also auch verschoben ist.

Im Bereiche der Grenze zwischen Magen und Intestinum geht das Mediangefäß aus der Vereinigung einer Anzahl von stärkeren Darmgefäßen und aus dem kapillaren Blutsinus dieses Darmgebietes hervor. Das andere Ende des Mediangefäßes durchbricht das Diaphragma und gabelt sich in einen rechten und linken Ast, der einen Teil des in der Lophophor-Höhle gelegenen Gefäßringes darstellt.

Das Lateralgefäß ist *bei der eben verwandelten Phoronis* zunächst entlang der medialen Mittellinie der oralen Seite des absteigenden Darmschenkels, also in oponierter Lage zum Mediangefäß zu finden und erst später wird es auf die linke Seite dieses Darm-Abschnittes verlagert, wobei es in die linke Oralkammer

zu liegen kommt. Diese ursprünglichen Lagebeziehungen zum Darm ermöglichen einen Vergleich dieser beiden Hauptgefäßzüge *der Phoronis mit denen der Anneliden* in dem Sinne, daß das Mediangefäß dem Dorsalgefäß, das Lateralgefäß dagegen dem Ventralgefäß der Gliederwürmer entspräche. Vermutlich stehen die besagten Verschiebungen des Median- und Dorsalgefäßes in Zusammenhang mit der Asymmetrie, wie sie sich nach der Verwandlung der Phoronis herausbildet (Figur 104).

Das Lateralgefäß ist dadurch besonders eigentümlich, daß es mit blind geschlossenen Gefäßzweigen, die als Gefäßzotten, auch als Zökalgefäße bezeichnet werden, besetzt ist. Im Gebiete der Ampulle des Metasomas sind die Blindgefäße länger und zahlreicher als im übrigen Teil des Metasomas. Sie hängen wirklich wie Zotten an dem Gefäße und flottieren in der Leibeshöhlen-Flüssigkeit. Bei Beobachtung *des lebenden Objektes* fallen diese Gefäß-Anhänge dadurch auf, daß sie sich infolge ihrer pulsierenden Eigenbewegungen wurmartig verkürzen und verlängern und krümmen. In ihrer Gesamtheit kommt dieser in ihrer Art einzigen Einrichtung die Bedeutung eines regulierenden Blutreservoirs zu. Es ist vergleichbar einem Kapillar-System, dessen Aufgaben im Zusammenhange mit den wechselnden Raum- und Druck-Veränderungen im expandierten und kontrahierten Zustande des in einer Röhre lebenden Tieres verständlich werden.

Durch Differenzierung des peritonealen Überzuges der Gefäß-Zöka ist das Fettgewebe der Phoronis entstanden. Auch die Gonaden haben Beziehungen zum Gefäß-Peritoneum.

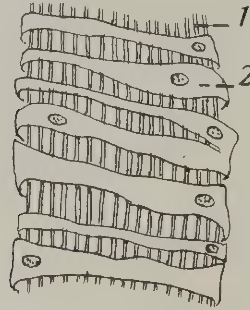
Das zephale Ende des Lateralgefäßes gibt im Gebiete des Ösophagus einen Seitenast ab, welcher sich, die Speiseröhre von der Oralseite umfassend, ebenso wie das Mediangefäß nach Durchsetzung des Diaphragmas mit dem Gefäßring (Lophophor-Gefäß) in der Lophophor-Höhle vereint.

Das Lophophor-Gefäß stellt die 2te Verbindung zwischen dem Median- und Lateralgefäß her, wie es das Prinzip eines geschlossenen Gefäß-Systems fordert. Dieses Gefäß liegt in der Lophophor-Höhle und gehört daher dem Mesosoma an. Es stellt *beim jungen Tier* wie auch *im regenerierenden Lophophor* einen einfachen Gefäßring dar. Im vollausgebildeten Zustand liegen aber Verhältnisse vor, die nicht ganz leicht zu ermitteln sind. Die eine Komplikation besteht zunächst in dem Auswachsen von Gefäßdivertikeln, das sind die zukünftigen Tentakel-Gefäße, rechts und links aus dem Lophophor-Gefäßring im Gebiete, wo die äußere Reihe der Tentakel in die innere umbiegt. Die Bildung dieser Divertikel erfolgt parallel dem Wachstum und der Vermehrung der Tentakel. Bei *den Phoronis-Arten mit spiralig eingerollten Lophophor-Armen* sind die erwähnten Lophophorarm-Gefäße ebenfalls spiralig gedreht. Außerdem kommt es an dem Lophophor-Gefäß zur Ausbildung einer in ihrer Wirkung klappenartigen Falte in dem Abschnitt, aus welchem die einzelnen Tentakel-Gefäße entspringen. Die genannte Falte unterteilt dann das Lumen des Lophophor-Gefäßes so, daß 2 übereinandergelegene Räume entstehen. Diese Verhältnisse wurden von De Selys-Longchamps einer genauen Analyse unterzogen.

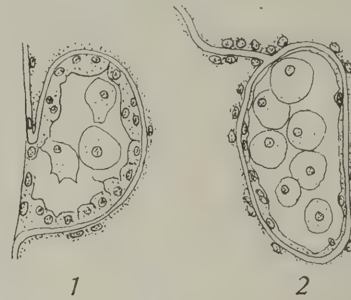
Jeder Tentakel enthält ein distal blindgeschlossenes Gefäß, welches der Tentakelwand an der dem Munde zugekehrten Seite angeheftet ist (Figur 92). An der Stelle, wo die Tentakel-Gefäße aus dem Lophophor-Gefäß entspringen, sind sie gegabelt und jeder dieser kurzen Gabeläste steht mit einer der beiden

Unterabteilungen des Gefäßringes in Verbindung (Figur 109, 115). Die Tentakel-Krone hat auch die Aufgabe eines Atmungs-Apparates zu erfüllen; als Kopf-Kieme könnte man sie deshalb bezeichnen. Durch die erwähnte Klappeneinrichtung wird eine gewisse Scheidung von venösem und arteriell gemachtem Blute bewirkt.

Die Hauptgefäße haben zum Teil nur die Form einer Falte der Muscularis und Splanchnopleura des Darmes, zum Teil stellen sie vollständige Röhren dar (Figur 111). Das Gefäßlumen ist auf Gewebslücken oder auf die primäre Leibes-



Figur 110.



Figur 111.

Figur 110. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *die Muskulatur des Mediangefäßes* nach Mazeration. (*1*) Längsmuskel-Fasern; (*2*) Ringmuskel-Zellen. (Original)

Figur 111. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Querschnitte durch das Lateralgefäß.* **1** zeigt, daß das Gefäß-Lumen auf eine Falte der Muscularis oder der Splanchnopleura zurückzuführen ist; **2** aus solch einer Faltung ist der größte Teil des Gefäß-Zuges als ein wirkliches Gefäß-Rohr mit einem Gefäß-Mesenterium hervorgegangen; zu beachten ist das Vorhandensein eines wohlentwickelten Gefäß-Endothels. (Original)



Figur 112. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis sabatieri* (= *hippocrepia*) Roule: *Erythrozyten.* Die ersten 2 Blutkörperchen aus der Zeit der Metamorphose, das 3te und 4te aus der Zeit 3 Wochen nach der Verwandlung und der Rest von erwachsenen Tieren. (Nach De Selys-Longchamps 1907)

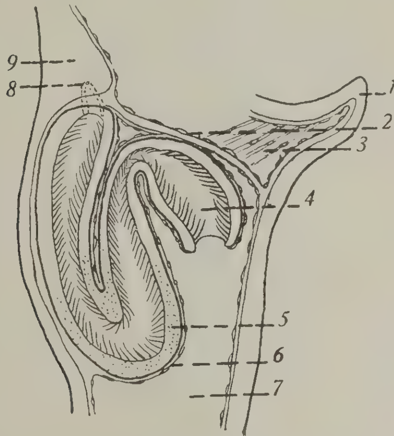
höhle zurückzuführen und ist mit einem Endothel ausgekleidet. Dieses kann eine epithelartige Beschaffenheit haben (Figur 111). Zur Veranschaulichung des Verhältnisses von der Längs- und Ringmuskulatur der Gefäße diene die Figur 110. Nach De Selys-Longchamps hätten aber die Blutgefäße nur eine Ringmuskulatur.

Soweit der peritoneale Überzug der Gefäße, das sogenannte Vasoperitonealgewebe, nicht zu dem Fettgewebe differenziert erscheint, besteht er aus abgeplatteten Peritoneal-Zellen.

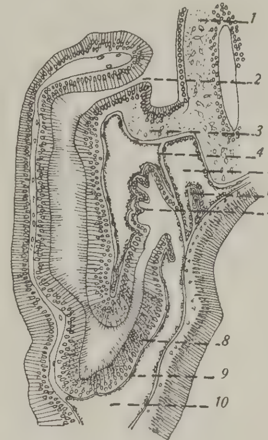
Die Erythrozyten sind nahezu kreisrunde Scheibchen. Sie besitzen eine deutlich sichtbare Zellmembran. Ihr Kern ist bläschenförmig, zentral oder etwas exzentrisch gelegen und reich an Chromatin. Die roten Blutkörperchen gehen während des Larven-Zustandes aus embryonalen Zellen der primären Leibeshöhle hervor und vermehren sich in dieser Zeit durch mitotische Kern- und Zell-Teilung. Bei erwachsenen Tieren scheint ihre Teilung auf amitotischem Wege zu erfolgen (Figur 112).

Die Größe der Erythrozyten variiert *nach den Phoronis-Arten* (siehe Kapitel Systematik), ohne daß sich aber bedeutende Größendifferenzen feststellen lassen. Als kleinster Wert werden 5 μ, als größter 15 μ für den Durchmesser angegeben. Am häufigsten bewegt sich die Größe um 10 μ.

Nephridien. — Die Actinotrocha besitzt Protonephridien als Nieren-Organe, die *bei jüngeren Larven* im Gebiete des Hinterendes entstehen, aber *mit dem Wachstum* nach vorn verlagert werden. Infolgedessen münden sie dann zu beiden Seiten der Metasom-Einstülpung nach außen. Diese Larven-Nieren



Figur 113.



Figur 114.

Figur 113. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Nephridium.* Nach dem Leben. (*1*) Epistom; (*2*) Diaphragma; (*3*) Muskeln (Levatoren) des Epistoms; (*4*) glockenförmiges Nephrostom; (*5*) die von Exkreten erfüllte Wand des Nierenkanals; (*6*) einseitiger peritonealer Überzug des Nieren-Organs; (*7*) Zölom-Kammer des Metasomas: (*8*) Nephro-Porus; (*9*) Basis des Lophophors. (Original)

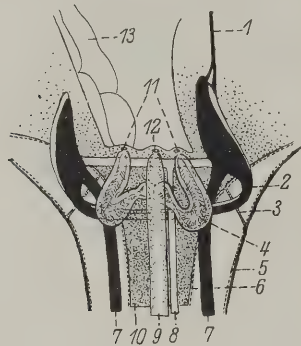
Figur 114. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Nephridium,* im Längsschnitt. (*1*) Lophophor-Organ; (*2*) äußere Nieren-Öffnung; (*3*) seitliche Hörner des Zerebralganglions; (*4*) Diaphragma; (*5*) Lophophor-Höhle; (*6*) Lophophor-Gefäß; (*7*) Nephrostoma, die Falten in der Wand des Nieren-Trichters sind durch die Konservierung bewirkt; (*8*) Nieren-Kanal, dessen Epithel-Zellen mit Exkret-Körnchen beladen sind; (*9*) einseitiger Peritonealüberzug des Nieren-Organs; (*10*) Zölom-Kammer des Metasomas. (Original)

unterliegen bei der Verwandlung der Zurückbildung (Figur 134). *Die Nephridien des Volltieres* sind Neubildungen nach dem Typus von Metanephridien, genauer gesagt von Myxonephridien, da sie auch als Gonodukte funktionieren.

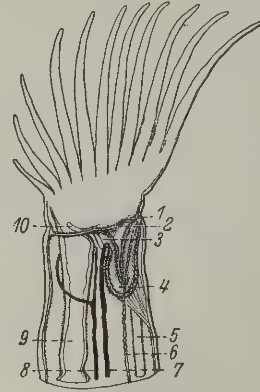
Die Phoronis hat nur 1 Paar Nephridien im Gebiete des Metasomas, die also dem 2ten Paare von Zölom-Kammern zugehörig sind. Sie liegen zu beiden Seiten des Endabschnittes des Darmes retroperitoneal. Ihre äußeren Öffnungen finden sich auf der After-Papille beiderseits des Afters. Im Grundschema wird das besagte Organ von einem U-förmig gebogenen, einfachen und relativ kurzen Kanal gebildet, der durch ein Nephrostom mit der Leibeshöhle in Verbindung steht. Eine gute Vorstellung vom Bau der Phoronis-Niere läßt sich wohl nur durch ein kombiniertes Vorgehen gewinnen, nämlich durch Beobachtung *am lebenden Tiere* und durch das ergänzende Studium *von Schnittserien.*

Die oben angegebene Lage des Nieren-Organes ist noch genauer dadurch bestimmt, daß es in die Ansatzstellen der Nebenmesenterien des Darmes an der Leibeswand eingelagert erscheint. Dabei ist zu beachten, daß der zephale

Endabschnitt dieser Mesenterien *je nach der Phoronis-Art* mit dem Diaphragma verlötet sein kann oder daß eine solche Verbindung nicht erfolgt. Im letzten Falle besteht eine Kommunikation zwischen den analen und oralen Kammern der Leibeshöhle; im anderen Falle sind die Leibeshöhlen-Kammern voneinander vollständig getrennt. Parallel zu diesem verschiedenen Verhalten der Nebenmesenterien geht die Erscheinung, daß in der ersten Variante der Nierenkanal 2 Trichter besitzen kann, in der anderen aber nur 1 Trichter. Der ursprüngliche und einfache Zustand betrifft das Vorhandensein nur eines Nephrostoms, wie dies zum Beispiel



Figur 115.



Figur 116.

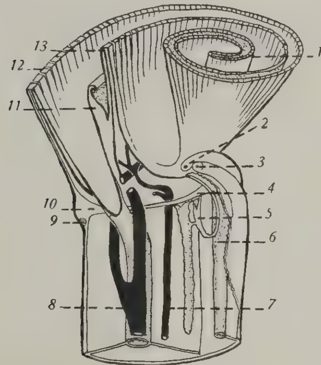
Figur 115. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Ansicht des Vorderendes.* Nach dem Leben. (*1*) Tentakelgefäß mit seinem gegabelten proximalen Teil aus dem Lophophor-Gefäß entspringend; (*2*) Lophophor-Gefäß; (*3*) Diaphragma; (*4*) Nephridium; (*5*) Somatopleura; (*6*) Splanchnopleura; (*7*) Gabeläste des Lateralgefäßes; (*8*) Mediangefäß; (*9*) Intestinum; (*10*) Ösophagus; (*11*) Nieren-Öffnung; (*12*) After; (*13*) Lophophor-Organ. (Original)

Figur 116. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis mülleri* De Selys-Longchamps: *Seitenansicht eines jungen Tieres.* Nach dem Leben. (*1*) äußere Nieren-Öffnung; (*2*) Diaphragma; (*3*) Nephrostoma; (*4*) Nieren-Kanal; (*5*) Intestinum; (*6*) linker Lateralnerv; (*7*) Mediangefäß; (*8*) Lateralgefäß; (*9*) Ösophagus; (*10*) Epistom. (Original)

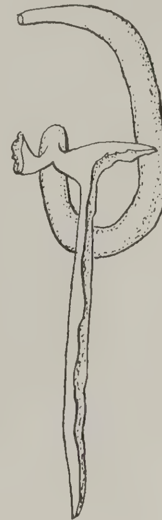
für *Phoronis gracilis* P. J. van Beneden und *Phoronis mülleri* De Selys charakteristisch ist. Die Gestalt des Nierentrichters ist bei diesen Arten glockenförmig. Indem sich die Kuppe des Nephrostoms mit dem Diaphragma verlötet, erscheint die Trichter-Öffnung nach unten gekehrt. Bei *Phoronis buskii* Mc Intosh, *australis* B. Benham, *ijimai* Oka und *hippocrepia* Wright besteht insofern eine Abänderung der geschilderten Verhältnisse, als bei diesen Arten jeder Nierenkanal 2 Nephrostome besitzt, einen größeren, der mit der analen Kammer, und einen kleineren, der mit der oralen Kammer der Leibeshöhle in Verbindung steht. Vermutlich ist der Zustand von 2 Nierentrichtern durch eine sekundäre Teilung des einen ursprünglichen Trichters entstanden. Es liegt daher kaum die Berechtigung vor, den 2-Trichterzustand etwa in dem Sinne zu deuten, als ob er aus 2 Paar Nephridien hervorgegangen wäre, was für eine einst bestandene reichere Segmentierung des Phoronis-Körpers sprechen sollte (Figur 113 bis 118).

An den Trichter schließt sich der eigentliche, relativ kurze und zu einer Schleife gekrümmte Nierenkanal an, an dem man einen absteigenden engeren und einen aufsteigenden weiteren Schenkel unterscheiden kann. Im Plasma des Wimper-Epithels, welches den Schleifenkanal aufbaut, lassen sich sowohl am lebenden wie am konservierten Objekte braune Körnchen feststellen, die

vermutlich Exkrete sind. Auch im Kanal-Lumen kann das Herumwirbeln solcher Körnchen durch die Wimperwirkung beobachtet werden. Der Endabschnitt des Nierenkanals dient als Ausführungsgang nach außen. Seine Ausdehnung und Lage ist mitbestimmend für die Größe der After-Papille, welche zum Beispiel bei *Phoronis australis* B. Benham recht deutlich hervortritt (Figur 90, 117). Die Nieren-Öffnungen selbst lassen sich nur beim Ausstoßen von Urin, der spindelförmigen Körper oder von Geschlechts-Produkten beobachten.



Figur 117.



Figur 118.

Figur 117. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis australis* Haswell: *schematische Darstellung des Vorderendes.* Die Tentakel sind im Niveau oberhalb des Epistoms abgetragen gedacht. (*1*) Teil des spiralig eingerollten rechten Lophophor-Armes; (*2*) äußere Nieren-Öffnung; (*3*) After; (*4*) Diaphragma; (*5*) Nephridium; (*6*) Intestinum; (*7*) Mediangefäß; (*8*) Lateralgefäß; (*9*) Ringnerv; (*10*) Mund (Weiser ein Strich zu kurz!); (*11*) Epistom; (*12*) äußere Tentakel-Reihe; (*13*) innere Tentakel-Reihe. (Nach W. B. Benham 1889)

Figur 118. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis australis* Haswell: *schematische Darstellung des Nephridiums*, mit einem Haupt- und einem Neben-Trichter. (Nach W. B. Benham)

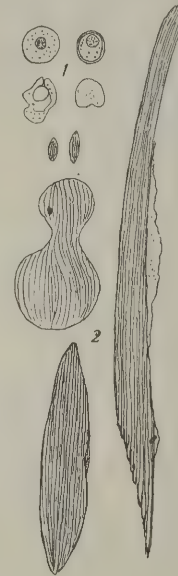
Fettkörper. — Unter dem Namen Fettkörper sind für die Phoroniden eigentümliche Differenzierungen des peritonealen Überzuges des Lateralgefäßes und seiner Gefäßzotten, also des Vasoperitonealgewebes, im Bereiche des ampullenartig aufgetriebenen Hinterendes sehr charakteristisch. Dieses Gewebe gewinnt auch dadurch an Interesse, daß in seinem Bereiche die männlichen und weiblichen Gonaden zur Entwickelung kommen. Der Fettkörper erfüllt die Leibeshöhle, soweit sie nicht vom Darm in Anspruch genommen ist, fast vollständig aus (Figur 109).

Während der peritoneale Überzug der Gefäße für gewöhnlich durch eine Schicht von platten Zellen gebildet wird, sind die Zell-Elemente des Fettkörpers wahre Riesen mit einer Höhenentwickelung bis zu 50 μ. Sie haben die Form von mehrflächigen Pyramiden und besitzen eine wohlentwickelte Zell-Membran. Die Kerne dieser Zellen, welche ein sehr wasserreiches Plasma zu enthalten scheinen, liegen ganz oberflächlich. Von besonderem Interesse sind hier verschiedene Arten von Einschlüssen im Zytoplasma. So finden sich Fettkügelchen, die durch Zusammenfließen Fett-Tropfen bilden; letztere wurden von Ikeda (1903) als Dotterplättchen gedeutet. Ferner dringen in die Zellen Erythrozyten ein, die dann der Degeneration zu Pigment unterliegen. Eine andere Sorte von Ein-

schlüssen sehr charakteristischer und auffallender Art sind endlich Elemente, die als spindelförmige Körper von 5 bis 150 μ Länge beschrieben wurden. In ihrer homogenen Grundmasse läßt sich eine zarte Längsstreifung erkennen. Sie treten aus dem Fettkörper in die Leibeshöhlen-Flüssigkeit über und werden, wie früher erwähnt, durch die Nieren ausgeschieden. Über die chemische Natur und die funktionelle Bedeutung der Zellen des Fettkörpers werden erst künftige Untersuchungen Aufschlüsse bringen können. Nach Pixel (1912) geben die Granula im Fettgewebe die Murexid-Reaktion (Figur 119, 120, 145).



Figur 119.



Figur 120.

Figur 119. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Querschnitt durch ein Blindgefäß, umgeben von Fettgewebe.* (*1*) Zell-Kern der Zellen des Fettgewebes; (*2*) Blind-Gefäß; (*3*) spindelförmige Körper; die runden Einschlüsse sind Erythrozyten in Degeneration. (Original)

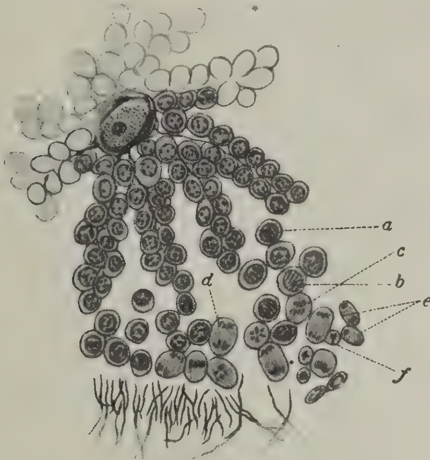
Figur 120. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: (*1*) *Erythrozyten in verschiedenen Phasen der Degeneration oder der Umwandlung* in (*2*) spindelförmige Körper. Bei letzteren ist vielfach noch ein Zell-Kern nachweisbar. (Nach De Selys-Longchamps)

Geschlechts-Organe

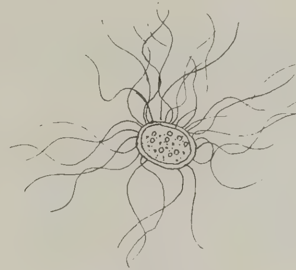
Unsere Kenntnisse über die Geschlechts-Organe und die Sexualität von Phoronis sind lückenhaft. Auch lauten die bezüglichen Angaben nicht übereinstimmend. Das ist durch das Objekt selbst bedingt, dessen Sexualverhältnisse nur durch eine genügend lange Beobachtungszeit und bei reichlichem Material einer erfolgreichen Prüfung unterzogen werden könnte. Eingehender haben sich mit diesen Fragen Ikeda (1901, 1903) und De Selys-Longchamps (1907) beschäftigt.

Nach Ikeda entstehen die Geschlechts-Organe aus Vasoperitonealzellen an der Basis der Gefäß-Zöka. Jedoch ist die Ableitung der Geschlechts-Zellen eine noch offene Frage. Die Bildung des Hodens leitet sich mit der Einwucherung von Bindegewebszügen in Gruppen von proliferierenden Spermatogonien ein. Dadurch wird die spätere traubenförmige Beschaffenheit der Geschlechtsdrüse vorbereitet. Die Zellen des Fettkörpers dienen als Nähr-Zellen und werden allmählich mit dem Wachstum der Spermatogonien verbraucht. Am distalen Ende verwandeln sich diese in Spermatozyten und weiterhin in Spermatiden, die sich schließlich von ihrem Mutterboden loslösen und in der Leibeshöhlen-Flüssigkeit suspendiert werden. Hier findet dann die Ausreifung zu Spermien statt (Figur 121 bis 123).

Bei der Bildung der Ovarien gilt im Prinzip das gleiche wie bei der Entstehung des Hodens. Auch in diesem Falle beginnt eine Proliferation von Vasoperitonealzellen an der Basis der Gefäß-Zöka einzusetzen, und in dem Maße, wie diese fortschreitet, unterliegen die Zellen des Fettkörpers der Degeneration. Infolgedessen überziehen schließlich Oogonien oder Oozyten die Gefäß-Zotte vollständig. Nach Loslösung der Oozyten aus dem Verbande des Ovariums fallen sie wie die Spermatiden in die Leibeshöhlen-Flüssigkeit und machen hier die 1te Reifeteilung zur Bildung des 1ten Polkörperchens durch. Das 2te Richtungskörperchen wird erst nach der Ablage der Eier ausgestoßen (Figur 124 bis 126).



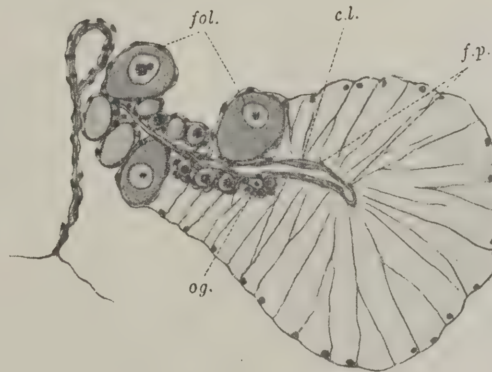
Figur 121.



Figur 122.



Figur 123.



Figur 124.

Figur 121. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis ijimai* Oka: *Querschnitt durch ein Blindgefäß, auf welchem der Hoden entwickelt ist.* (*a bis f*) verschiedene Stadien der Spermatogenesis (Nach Ikeda 1903)

Figur 122. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Spermatiden,* wie solche in der Leibeshöhlenflüssigkeit flottieren. Nach dem Leben. (Original)

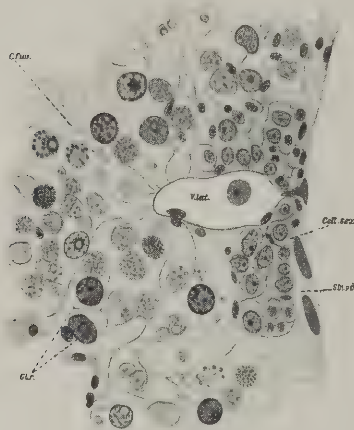
Figur 123. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *reifes Spermium.* Nach dem Leben. (Original)

Figur 124. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis ijimai* Oka: *Längsschnitt durch ein Blindgefäß,* an dessen Basis sich Eier in Entwickelung befinden, während der Rest des Zökalgefäßes von Fettgewebe umhüllt ist. (*c. l.*) Lumen der Kapillare; (*fol.*) Ei-Follikel; (*f. p.*) flache Peritonealzellen an der Basis der Fett-Zellen; (*Og*) proliferierende Oogonien. (Nach Ikeda 1903)

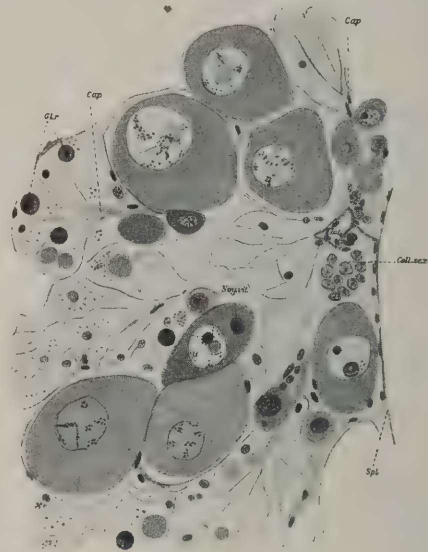
Ideka hat 6 Chromosome für die diploide Phase bei *Phoronis ijimai* Oka (1887) und 12 bei *Phoronis australis* B. Benham festgestellt.

Als sicher hermaphroditisch kann die Art *Phoronis hippocrepia* Wright angesehen werden. *Phoronis architecta* Andrews ist möglicherweise diözisch, wenn sie nicht protandrisch oder dadurch verdeckt zwitterig ist.

Die voll entwickelten Gonaden erfüllen die linke Oralkammer im Bereiche der Endampulle des Körpers, soweit der Raum nicht vom Darm in Anspruch genommen wird. Der Hoden kommt in der Region vor dem Ovarium zur Entwickelung.



Figur 125.



Figur 126.

Figur 125. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis müllerі* De Selys-Longchamps: *Schnittbild durch den Fettkörper*. (*c. fus.*) spindelförmige Körper; (*cell. sex.*) Sexualzellen; (*Gl. r.*) Erythrozyten; (*Sin. per.*) Darm-Sinus; (*V. lat.*) Lateralgefäß. (Nach De Selys-Longchamps 1907)

Figur 126. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Schnittbild durch das Ovar*. (*Cap.*) Kapillare; (*cel. sex.*) Geschlechts-Zellen; (*Gl. r.*) Erythrozyten; (*Noy. vir.*) Dotterkern; (*Spl.*) Splanchnopleura; (*V. lat.*) Lateralgefäß. (Nach De Selys-Longchamps 1907)

In der Leibeshöhlen-Flüssigkeit können somit entweder Eier oder Spermien oder beide gleichzeitig angetroffen werden. Das beobachtete Vorkommen von Samenfäden in der Lophophor-Höhle oder in der Embryonalentwickelung begriffener Eier in der Leibeshöhle betrachtet De Selys-Longchamps als nicht normal.

Die Eier von *Phoronis hippocrepia* Wright haben (nach Roule 1900) einen Durchmesser von 300 bis 400 μ, die von *Phoronis müllerі* De Selys (nach De Selys-Longchamps) von 100 μ. Sie besitzen eine sehr zarte Dottermembran und gehören in bezug auf die Verteilung des Nahrungsdotters dem alezithalen Typus an.

Ei-Ablage. — *Phoronis müllerі* De Selys und *architecta* Andrews legen die Eier frei ins Wasser ab, die letztgenannte Form bei Nacht. *Alle anderen bekannten Phoronis-Arten* dagegen deponieren ihre Eier in Form von Gelegen in die Lophophor-Konkavität und hier verweilen die von Schleim zusammengehaltenen Ei-Massen bis zum Ausschwärmen der Larven. Die in den Gelegen enthaltenen Entwickelungs-Stadien sind verschieden alt; die ältesten liegen an der Spitze, die jüngsten an der Basis, weil hier immer wieder Eier nachgeschoben werden. Bei

solchen in der Brutpflege befindlichen Individuen sind gewöhnlich unterhalb der Nephridien zur Ei-Ablage reife Ei-Massen angeschoppt, welche sich als weiße, längliche Flecken schon bei Lupenvergrößerung erkennen lassen. Der die Eier verbindende Schleim ist bei *Phoronis hippocrepia* Wright durch feine, rote Körnchen rötlich verfärbt. Bei Individuen mit Ei-Gelegen sind keine Lophophor-Organe zu finden oder diese sind ganz klein und haben eigentlich nur die Form von grubenartig vertieften Epithelpartien.

Die jungen Larven sind mit der Scheitelplatte nach unten gekehrt im Schleim der Gelege festgehalten. Ihre Zilien verharren noch in Ruhe und der Darm erscheint leer. Durch das Ausschwärmen der Larven wird das Gelege an seinem distalen Ende aufgelockert (Figur 23).

Leibes-höhlen-Flüssigkeit

Die Leibeshöhlen-Flüssigkeit besteht aus einem flüssigen Anteil und aus in diesem suspendierten geformten Elementen. Die chemische Zusammensetzung der eigentlichen, farblosen und durchsichtigen Zölom-Flüssigkeit ist noch nicht ermittelt. Gerinnungs-Produkte, die bei der Konservierung der Phoronis entstehen, sprechen für einen Gehalt an Eiweißkörpern.

An geformten Elementen lassen sich Leukozyten, ferner die erwähnten spindelförmigen Körper und während der Geschlechts-Periode Spermien oder Eier feststellen. Die Leukozyten zeigen je nach ihrem Alter und ihrer Funktionsphase ein verschiedenes Verhalten. Speziell in der Tentakel-Höhle finden sich einzelne große Amöbozyten besonderer Art, deren Plasmakörper sehr reich an Granula ist. Diese Zellen erscheinen im durchfallenden Lichte hellgelb, im auffallenden dagegen dunkel, ja eigentlich schwarz. Bei ihrer Anwesenheit sind daher die Tentakel schwarz gefleckt. Der Actinotrocha kommen die gleiche Art von Pigment-Zellen zu. Sie sind wenig beweglich und verharren daher lange Zeit am selben Ort (Figur 88, 93).

Leibeshöhle

Die Entwickelungsgeschichte lehrt, daß *bei der Phoronis-Larve* im Gebiete des Hinterendes zu beiden Seiten des Darmes zunächst 1 Paar Zölom-Säcke entsteht, welches sich durch Wachstum in der Folge bis an die Basis des Kragens ausdehnt und in diesem Umfange die primäre Leibeshöhle verdrängt. Dies ist der Abschnitt der Körperhöhle, der nach der Metamorphose zum Zölom des Metasomas wird. Ein 2tes Säckchen-Paar kommt zeitlich später vor dem ersterwähnten in der Region des Kragens zur Ausbildung.

Die Kontaktflächen des rechten und linken Partners des genannten Zölomsack-Paares bilden ein dorsoventrales Mesenterium des Larven-Darmes, dessen dorsaler Teil aber frühzeitig dehiszent wird. Durch die Kontaktflächen der beiden hintereinanderliegenden Zölomsack-Paare entsteht ein quer zum Darm gestelltes Dissepiment, das Larven-Diaphragma. Diese Bildungen gehen also nach dem gleichen Prinzipe vor sich wie die Entstehung der Mesenterien und Dissepimente *bei den Anneliden.* Der vor dem Diaphragma gelegene Abschnitt des Larven-Körpers wird zum künftigen Pro- und Mesosoma, der Teil unterhalb des Diaphragmas zum Metasoma, das ist *zum eigentlichen Wurmkörper des Volltieres.* Das sind die Grundlagen, welche die Entwickelungsgeschichte zum Verständnis der Leibeshöhlen-Verhältnisse *des verwandelten Tieres* liefert.

Beim Volltiere wird das Zölom der Tentakel-Krone als Lophophor-Höhle, jenes des Metasomas als Körper-Höhle bezeichnet. Die Scheidewand zwischen beiden Zölom-Abschnitten bildet das Diaphragma, das *bereits in der Larve*

gebildet erscheint. Seine Lage und seine Ansatzstellen an der Leibeswand ist äußerlich durch jene seichte Ringfurche gegeben, durch welche sich die Tentakel-Krone vom übrigen Körper abhebt. Das Diaphragma wird vom Ösophagus und den Hauptblutgefäßstämmen durchsetzt. Unterhalb desselben mündet der Darm mit dem After und das Paar der Nieren-Organe mit den Nephropori nach außen. Somit gehören der Darm und die Nephridien dem Bereiche des Metasomas an.

Die Lophophor-Höhle setzt sich zusammen aus dem Lophophor-Kanal, aus den Tentakel-Höhlen und der Epistom-Höhle. Am Lophophor-Kanal ergeben sich als Unterabteilungen der Abschnitt, der die Beziehungen zur äußeren Reihe des Tentakels vermittelt, ferner der an der Umbiegungsstelle der äußeren in die innere Tentakel-Reihe gelegene Abschnitt — man könnte diesen Teil als Lophophorarm-Höhle bezeichnen — und als 3ter Abschnitt vermittelt rechts und links ein kurzer, blind endender Kanal die Beziehung zur inneren Reihe der Tentakel. Die Epistom-Höhle, welche eigentlich nur als Summe von Gewebslücken vorhanden ist und daher als primäre Leibeshöhle zu bewerten wäre. steht in Verbindung mit der Lophophorarm-Höhle (Figur 94). *Bei den Phoronis-Arten mit eingerollten Lophophor-Armen* hat auch der zugehörige Leibeshöhlen-Anteil die Form einer Volute (Figur 90, 117).

Die Verhältnisse der Leibeshöhle des Metasomas sind, wie gezeigt wurde, ihrer Anlage nach einfache, und man hätte eigentlich nur eine rechte und linke, ungeteilte Zölom-Kammer zu erwarten. Kompliziert wird aber das Verhältnis des Zöloms durch die Entstehung von sekundären Mesenterien, Nebenmesenterien genannt. Sie zeigen eine gewisse Gesetzmäßigkeit durch die zahlenmäßige Verteilung der Längsmuskelbänder innerhalb der durch diese Aufhängebänder bestimmten Abschnitte der Leibeswand. Diese Verhältnisse hat De Selys-Longchamps in seiner Muskelformel zum Ausdruck gebracht. Aber *die einzelnen Phoronis-Arten* verhalten sich in bezug auf die Ausbildung der Nebenmesenterien nicht einheitlich. Primär besitzt die Darmschleife nur entlang ihrer Konvexität ein Mesenterium, während der dorsale Anteil des Darmmesenteriums schon im Larven-Stadium aufgelöst wird. Dieser verlorengegangene dorsale Anteil des Hauptmesenteriums wird jedoch durch Heranziehung eines der Nebenmesenterien ersetzt, so daß die Darmschleife schließlich durch ein komplettes dorsoventrales Mesenterium in der Leibeshöhle fixiert ist.

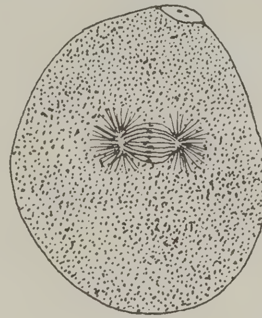
Die Bildung von sekundären Aufhängebändern des Darmes hat zur Folge, daß die Metasom-Höhle in eine Anzahl von radiär um den Darm angeordneter Kammern unterteilt wird. Da aber diese Unterteilung nicht in der ganzen Länge des Körpers durchgeführt ist, sondern nur in der Ausdehnung soweit die Längsmuskulatur Muskelfahnen bildet, so stehen jene Leibeshöhlen-Kammern in offener Verbindung untereinander; auch sind die Scheidewände nicht selten von Lücken durchsetzt. Der Darm erhält also durch die Mesenterien eine sichere Fixierung in der Leibeshöhle, die überdies durch bindegewebige und muskulöse Stränge zwischen Darm und Leibeswand ergänzt wird.

Über die spindelförmigen Körper siehe oben den Abschnitt betreffend den Fettkörper.

Die Geschlechts-Produkte machen während ihrer Suspension in der Leibeshöhlen-Flüssigkeit noch Reifungs-Vorgänge durch. De Selys-Longchamps beobachtete an solchen Eiern die Bildung von Richtungskörperchen. Auch Spermien

können einen verschiedenen Grad der Ausbildung erkennen lassen. Ferner sind *Trematoden* unbekannter Zugehörigkeit in der Leibeshöhle beobachtet worden.

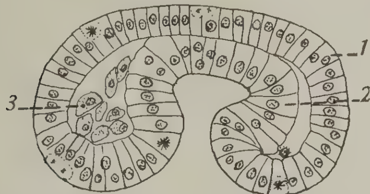
Die Befruchtung findet normalerweise wohl erst nach der Ei-Ablage außerhalb des Muttertieres statt. Vermutlich geschieht dies durch Spermien anderer Tiere. Da aber die Eier in einzelnen Schüben von Zeit zu Zeit ausgestoßen werden, müßte die Bedingung erfüllt sein, daß Spermien zur Befruchtung immer zur Verfügung stehen. In bezug auf diese Fragen bestehen jedoch noch Unklarheiten. Nach Brooks & Cowles (1905) würden die Lophophor-Organe als Receptacula seminis funktionieren. Ikeda (1901) gelang mit Erfolg die künstliche Befruchtung von Eiern. Befruchtung



Figur 127. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis ijimai* Oka: *Ei*, mit Polkörper und der 1ten Teilungsspindel. (Nach Ikeda 1901)

Über die Vorgänge der Entwickelung finden sich Angaben in den Publikationen von: Kowalewski (1867), Metschnikoff (1871), Wilson (1881), Foettinger (1882), Caldwell (1884), Masterman (1897), Schultz (1897), Roule (1900), Ikeda (1901), De Selys-Longchamps (1902, 1903, 1904, 1907), Brooks & Cowles (1905), Schepotieff (1906). Entwickelung

Furchung. — Die Furchung der Eier ist eine totale und leicht inäquale. Es hält schwer, die Art der Furchung bei Phoronis einem der bekannten Furchungs-Typen zuzuordnen. Nach den Abbildungen von Brooks & Cowles (1905) zeigt das 4- und 8-Zellen-Stadium leichte Anklänge an die Spiralfurchung. Für die Durchführung von Zell-Genealogien (Cell-Lineage) fehlen jedoch günstige Voraussetzungen.



Figur 128. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis sabatieri* (= *hippocrepia*) Roule: *Schnitt durch die Gastrula*: (*1*) Ektoderm; (*2*) Entoderm; (*3*) Mesoderm-Zellen. (Nach De Selys-Longchamps 1907)



Figur 129. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis ijimai* Oka: *Schnitt durch die Gastrula*. (*1*) Ektoderm; (*2*) Mesoderm, welches durch Auswanderung aus (*3*) dem Entoderm entsteht. (Nach Ikeda 1901)

Aus der Furchung resultiert eine Zöloblastula, deren Blastoderm aus hohen Zellen besteht. Die künftigen Entoblast-Zellen unterscheiden sich deutlich durch ihre bedeutendere Größe von den Zellen des nachherigen Ektoblastes. Bei *Phoronis mülleri* De Selys und *architecta* Andrews ist die Blastula bereits bewimpert, wohl im Zusammenhang mit der Entwickelung der Eier außerhalb des Muttertieres im Wasser.

Die Gastrula ist eine typische Invaginations-Gastrula mit Ausnahme der von *Phoronis mülleri* De Selys und *architecta* Andrews, bei denen die Bildung des Entoderms durch Embolie erfolgt (Figur 128). Anfangs ist der Urmund groß und kreisrund. In der Folge nimmt die Gastrula eine ovale, zugleich

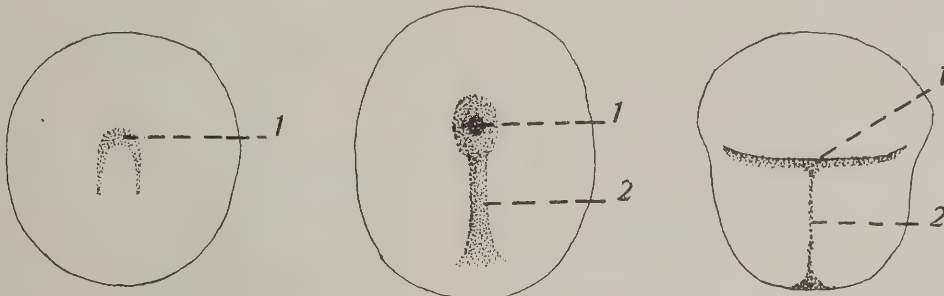
bilateral symmetrische Form an. Die hintere Partie des Gastroporus verschließt sich entlang einer seichten Raphe, während der vordere Abschnitt offen bleibt. Somit liegt derselbe Modus des Verschlusses und der Verlagerung des Protostomiums vor, wie bei der Entwickelung *der Anneliden, Mollusken und verwandter Formen.* Damit soll aber auch angedeutet sein, daß *bei Phoronis* wie bei den eben genannten Tier-Klassen durch die Region der Gastrularaphe die spätere ventrale Partie der Hyposphäre gekennzeichnet erscheint, eine Körper-Region, welche durch ein besonderes Bildungsvermögen hervortritt (Figur 130 bis 132).

Im Anschluß an die Gastrulation vollzieht sich das bedeutungsvolle Ereignis der Bildung des Entomesoderms. Zellen, welche den Urmesoderm-Zellen *der Anneliden-Reihe* zu vergleichen wären, sind nicht beobachtet worden. Die Angaben über die Mesodermbildung sind nicht übereinstimmende. Es wurden 2 Bildungsweisen beschrieben. Nach Caldwell (1885) und Mastermann (1900) soll das Mesoderm bei Phoronis nach Art der Enterozölbildung entstehen, und zwar kämen nach den Beobachtungen des erstgenannten Forschers 2 Paar Mesodermdivertikel, nach Mastermann außer diesen noch ein 5tes unpaariges zur Ausbildung. Mit einer weitgehenden Berechtigung können diese Angaben durch die Beobachtungen von Ikeda (1901) und von De Selys-Longchamps (1902 und 1907) als widerlegt gelten. Das mittlere Keimblatt entsteht nach diesen beiden Autoren vielmehr durch Auswanderung von Zellen aus dem Entoderm im vorderen Bereiche des Urmundes während der Entwickelung der Gastrula (Figur 129). Diese dann im Blastozöl liegenden Zellen stellen vorerst ein Mesenchym dar, dessen Elemente sich bei der jungen Larve einerseits der Leibeswand und anderseits der Darmwand anlagern und sich schließlich zu einer epithelartigen Anordnung (Zölothel) zusammenschließen. Dieser Vorgang führt zu dem Ergebnis, daß zunächst in der analen Partie des Larven-Körpers 1 Paar Zölom-Säcke zur Entstehung kommt, das sich weiterhin bis an den Kragen der Actinotrocha ausdehnt. In der Blastozöl-Höhle der Kragen-Region wiederholt sich im Prinzip der gleiche Vorgang der Mesodermbildung in der Form eines Zölothels durch den Zusammenschluß aus isolierten Mesoderm-Zellen. So entsteht also noch ein 2tes vorderes Paar von Zölom-Säcken. Während das erst entstandene Paar der Region des Körpers (Metasoma) angehört, beherrscht das 2te Paar das Gebiet der Tentakel-Krone (das ist des Mesosomas), indem es die peritoneale Auskleidung der Lophophor-Höhle übernimmt.

Aus diesen Befunden ergibt sich also, daß der Bildungsmodus des Entomesoderms der Phoronis ein besonderer ist, der weder als Enterozöl-Bildung noch als Mesoderm-Entstehung aus Urmesoderm-Zellen betrachtet werden kann. Dieser hier vorliegende Entwickelungsmodus ist deshalb bemerkenswert, weil *die Phoroniden mit dem Formen-Kreis der Anneliden durch die Actinotrocha als einer Larve vom Typus der Trochophora* phyletische Beziehungen andeuten. Eine Auslegung der vorliegenden Verhältnisse bereitet daher einige Schwierigkeiten. Wir denken uns die Deutung in folgender Weise:

Eine Eigentümlichkeit des Anneliden-Kreises ist die Determiniertheit der Embryonalentwickelung. Letztere Erscheinung muß als ein phyletischer Zustand, bedingt durch eine frühzeitige potentielle Vorbestimmung des embryonalen Zell-Materiales betrachtet werden. Der Mangel solcher Potenzen *bei Phoronis* wäre daher als das Merkmal einer einfacheren und ursprünglicheren Konstitution im

Vergleiche *mit den Anneliden* zu bewerten. Die Konsequenz dieser Auffassung wäre, die Phoroniden nicht aus den Anneliden, sondern aus mit diesen gemeinsamen oder sogar älteren Vorfahren abzuleiten, bei welchen das alte Prinzip der Enterozöl-Bildung in der Weise abgeändert erscheint, daß das die Zölom-Säcke aufbauende Zell-Material nicht geschlossen zu Zell-Verbänden in der Form von Divertikeln des Urdarmes, sondern als isolierte Mesenchym-Zellen in Aktion tritt. Erst aus diesem Modus würde sich dann durch Erwerb des determinierten Entwickelungsgeschehens die Mesoderm-Entwickelung aus Urmesoderm-Zellen herausgebildet haben. Für eine solche Annahme spricht, daß die organbildende Kraft des Mesoderms trotz seiner verschiedenen Bildungsmodi grundsätzlich dieselben Ergebnisse zeitigt. Diese Fragen werden im Abschnitt Stammesgeschichte nochmals berührt werden.



Figur 130. Figur 131. Figur 132.

Figur 130. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *junge Gastrula.* (*1*) Blastoporus. (Nach W. H. Caldwell 1884)

Figur 131. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Gastrula,* die Verschiebung des Gastroporus zeigend. (*1*) Gastroporus; (*2*) Raphe der verwachsenen Urmund-Lippen. (Nach W. H. Caldwell 1884)

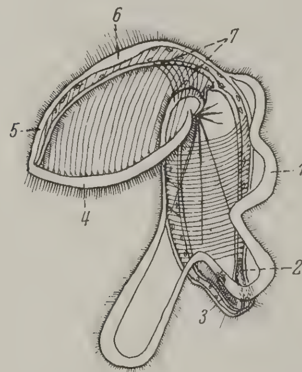
Figur 132. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Vorlarven-Stadium.* (*1*) erste Anlage des Kopfschildes; (*2*) Gastrularaphe. (Nach W. H. Caldwell 1884)

Mit der Besprechung der Bildung des Mesoderms wurde in der Darstellung des Ablaufes in der Entwickelung etwas vorgegriffen. Deshalb soll nun der Werdegang der für die Phoroniden charakteristischen Larven-Form, *der Actinotrocha,* nachgetragen werden.

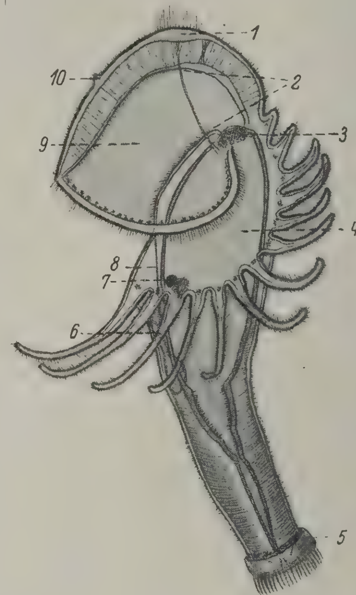
In die Entwickelung der Phoronis ist eine Larve, Actinotrocha genannt, eingeschaltet, die sich durch *eine komplizierte Metamorphose in das Volltier* verwandelt. Das Larven-Stadium geht aus der Gastrula dadurch hervor, daß sich an ihr der vordere Abschnitt als Anlage des sogenannten Kopfschildes verdickt und durch eine quere Furche vom übrigen Körper absetzt (Figur 24, 132). Indessen erfolgte auch die Versenkung des Urmundes in die Tiefe im Zusammenhang mit der Bildung eines Stomodaeums. Der Larven-Mund liegt in der Mittellinie unmittelbar hinter dem dachartig vorragenden Vorderende. Durch ihn wird die Ventralseite dieses Vorstadiums der Larve bestimmt. Das Hinterende ist durch den inzwischen neugebildeten Larven-After gekennzeichnet. In der Folge entwickelt sich aus jener verdickten vorderen Partie der für die Actinotrocha charakteristische Kopfschild, der der Episphäre der Trochophora entspricht. Die Hyposphäre streckt sich nun mehr und mehr und bildet den weitaus größeren Teil des Larven-Körpers.

Larven-Entwickelung

In dieser Körper-Region entstehen bemerkenswerte Bildungen. Zunächst kommt es zur Entwickelung eines postoralen Wimperkranzes in Form eines breiten, schräg zur Körper-Achse verlaufenden Epithelwulstes (Figur 28, 139). Auf diese Weise wird ein Areal hinter dem Munde abgegrenzt, das als Kragen, auch als Schurz bezeichnet wird. Dadurch, daß der Epithelstreifen des Wimperkranzes, beginnend an der Ventralseite, beiderseits der Mittellinie in schlauchartige Ausziehungen umgestaltet wird, entsteht am Rande des Kragens nach und nach der Kranz der Larven-Tentakel (Figur 133). Die jüngsten der Tentakel liegen auf der Rückenseite des Körpers. Die Tentakel werden später dünn und lang und stehen beim Schwimmen wie gespreizte Finger vom Körper ab.



Figur 133.



Figur 134.

Figur 133. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *junge Larve*, genannt *Actinotrocha hatschekii*. (*1*) postoraler Wimper-Kranz, an dem die Larven-Tentakel in Bildung begriffen sind; (*2*) erste Anlage des Zölom-Säckchens des späteren Metasomas; (*3*) Larven-Niere (Protonephridium); (*4*) der präorale Wimper-Kranz umsäumt den Kopf-Schild; (*5*) Kopf-Schild (Episphäre); (*6*) Scheitel-Platte; (*7*) Mund-Pforte. Nach dem Leben. (Original)

Figur 134. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis mülleri* De Selys-Longchamps: *ihre voll ausgebildete Larve* ist *die Actinotrocha branchiata* Joh. Müllers. (*1*) Scheitel-Platte; (*2*) Mund; (*3*) Leber-Divertikel; (*4*) Magen; (*5*) präanaler Wimper-Kranz; (*6*) Metasoma-Divertikel, in Bildung begriffen; (*7*) Larven-Niere (Protonephridium) und die Bildungsstätte der Erythrozyten; (*8*) Muskel-Band; (*9*) Vestibulum; (*10*) Sinnes-Organ des Kopf-Schildes. Nach dem Leben. (Original)

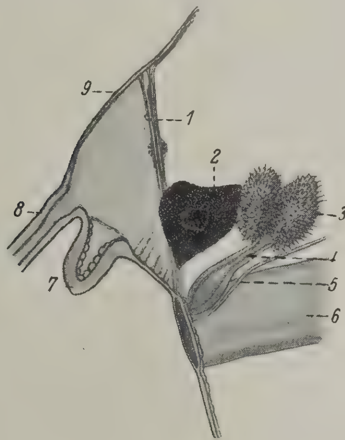
Ihre Zahl ist durch die Actinotrocha-Art und durch das Alter bestimmt. Sie sind von einem wirksamen Wimper-Epithel gebildet, denn in ihrer Gesamtheit stellen sie den postoralen Wimperkranz dar, während die Epithelverdickung am Rande des Kopfschildes als präoraler Wimperkranz anzusprechen ist.

Der Körper-Abschnitt unterhalb des Kragens verlängert sich noch zusehends und nimmt eine zylindrische Gestalt an. Als eine neue Bildung entsteht der wulstartig verdickte, präanale Wimperkranz, der das Afterfeld umschließt. Weiter kommt es in der Region unterhalb des Kragens zur Anlage einer schlauchförmigen Einstülpung der Leibeswand in die Leibeshöhle. Es handelt sich dabei um das Metasom-Divertikel, welches sich bei der Metamorphose ausstülpt und zur Leibeswand des Metasomas wird. Im Beginn stellt diese Einstülpung der

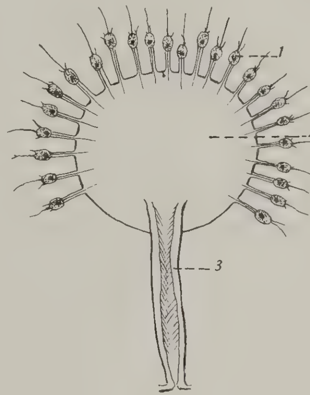
Leibeswand nur eine kleine Tasche dar, die aber in der Folge zu einem richtigen, langen Schlauch auswächst und dann in der Leibeshöhle rechts vom Darm gelagert ist. Solche Verhältnisse zeigen verwandlungsbereite Larven (Figur 137).

Ferner sei darauf hingewiesen, daß sich *schon bei jungen Larven*, ehe es zur Bildung von Tentakeln und Zölom-Säcken gekommen ist, eine gut entwickelte Muskulatur in der Leibeswand und im Darme nachweisen läßt. Statt einer raumbeanspruchenden Beschreibung des larvalen Muskel-Systems sei auf die bezügliche Abbildung in Figur 133 hingewiesen.

Schon in frühem Stadium der Larven-Ausbildung entsteht zu beiden Seiten des Afters ein kleines Divertikel an der Leibeswand, aus dem das Larven-Nephridium nach dem Typus eines Protonephridiums hervorgeht (Figur 133).



Figur 135.



Figur 136.

Figur 135. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Actinotrocha branchiata* Joh. Müller: *Nephridium.* (*1*) Muskel-Band; (*2*) Bildungsstätte der Erythrozyten; (*3*) Solenozyten des Nephridiums; (*4*) Ausführungsgang desselben; (*5*) larvales Diaphragma; (*6*) Metasoma-Divertikel; (*7*) Anlage eines definitiven Tentakels; (*8*) Larven-Tentakel; (*9*) Fläche des Kragens. Nach dem Leben. (Original)

Figur 136. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Actinotrocha branchiata* Joh. Müller: *Nephridium.* Die Harnblase ist prall mit Urin gefüllt, dadurch sind die einzelnen Solenozyten auseinandergerückt und deutlich sichtbar. (*1*) Solenozyt; (*2*) Harnblase; (*3*) Ausführungsgang. Nach dem Leben. (Original)

In dieser vollen körperlichen Ausbildung ist die Phoronis-Larve eine sehr markante Erscheinung des marinen Planktons. Johannes Müller (1846) hat sie entdeckt und als Actinotrocha erstmalig beschrieben, ohne noch von ihrer Zugehörigkeit zum Lebenskreis *der Phoronis* Kenntnis zu haben. Die obigen Angaben betreffen vorwiegend die äußere Körper-Form der Actinotrocha. In bezug auf ihre innere Organisation ergeben sich allerlei Tatsachen, die für die Beurteilung *des Volltieres* von Bedeutung sind. Darüber wäre folgendes zu berichten.

Das Nerven-System der Larve besteht aus der Scheitelplatte in der Kuppe des Kopfschirmes und aus peripheren Nerven, die mit dieser in Verbindung stehen, und aus Sinnes-Zellen. Außerdem scheint auch ein System netzartig verbundener Nerven-Zellen vorzuliegen. Es ist aber nicht leicht, Nerven-Zellen und Muskel-Zellen zuverläßlich zu unterscheiden. Neuerliche Untersuchungen dieser Teile wären deshalb sehr wünschenswert (Figur 133).

Der Darm der völlig ausgebildeten Actinotrocha beginnt mit einem trichterförmigen Munddarm, dessen sehr weite Mund-Öffnung vom Kopfschild überdacht ist. Dieser bildet sozusagen eine ausgedehnte Oberlippe. Durch Heben und Senken des Kopfschildes wird der Mund geöffnet und geschlossen. Durch eine enge Schlundpforte in der Form einer Ringfalte grenzt sich das Stomodaeum vom Mesenteron ab. Letzteres ist in einen sackförmigen, weiten Magen, der knapp unter der Schlundpforte 2 braun gefärbte, kleine Leber-Divertikel besitzt, und in einen schlauchförmigen Darm differenziert. Während *bei jungen Actinotrocha* der Magen einheitlich blasenförmig ist, erscheint *bei älteren Larven* ein besonderer Abschnitt durch eine seichte Einschnürung abgegrenzt, welcher sich dem Beobachter mit kurzen, aber kräftig agierenden Wimpern ausgestattet darstellt. Auch der ursprünglich kurze Darm gewinnt später ansehnlich an Länge. Ein Proctodaeum scheint bei der Larve nicht vorzuliegen. Der After befindet sich im Zentrum des schon erwähnten Afterfeldes oder des präanalen Wimperkranzes.

Von besonderem Interesse sind die Verhältnisse der Leibeshöhle der Larve, über welchen Punkt bei Besprechung der Bildung des Mesoderms schon berichtet wurde. Über die Beziehungen der Organe zur Leibeshöhle sei hier folgendes gesagt. *Ganz junge Larven* mit eben angelegtem postoralen Wimperwulst haben eine geräumige primäre Leibeshöhle, in welcher freie Mesenchym-Zellen gefunden werden. Solche Zellen schließen sich im Gebiete beiderseits des Endabschnittes des Darmes zu je einem Mesothel-Säckchen zusammen. Dieses Paar von Zölom-Säckchen vergrößert sich so weit, daß es schließlich bis an die Basis des Kragens reicht. Auf diese Weise entsteht ein peritonealer Überzug der Leibeswand (Somatopleura) und ein solcher des Darmes in der Ausdehnung des Mesenterons (Splanchnopleura). Wo die medialen Wände der Zölom-Säcke miteinander in Berührung treten, wird ein dorsoventrales Mesenterium des Larven-Darmes gebildet, dessen dorsaler Anteil aber durch Dehiszenz wieder verloren geht. In diesem Stadium besitzt also die Larve eine sekundäre Leibeshöhle, ein Zölom, in der Ausdehnung vom Hinterende bis zur Ansatzstelle des Kragens. In der restlichen vorderen Körperpartie, das ist in der Region des Kragens und Kopfschildes, hat die Leibeshöhle zunächst noch die Qualität der primären Leibeshöhle. Im Verlaufe der Weiterentwickelung schließen sich aber auch hier Mesenchym-Zellen zu Mesothel zusammen. Auf diese Weise wird in dem genannten Körper-Abschnitt ebenfalls ein somatisches und splanchnisches Peritoneum, das heißt ein Zölomsack-Paar unter Verdrängung der primären Leibeshöhle gebildet. Dort, wo das eben besprochene vordere Zölomsack-Paar mit dem älteren, hinteren in Berührung tritt, entsteht jenes schon erwähnte, schräg zum Darm gestellte Mesenterium, das als Larven-Diaphragma bezeichnet und bei der Metamorphose in *das Volltier* übernommen wird. Damit sind jene Zustände der Leibeshöhle hergestellt, welche die Grundlage für die Organisation *der Imago* darstellen.

Unter den Organen, die zur Leibeshöhle in einer besonderen Beziehung stehen, gehört das Nieren-Organ der Larve. Es wird schon in frühem Stadium der Larven-Ausbildung zu beiden Seiten des Afters als ein kleines Divertikel angelegt und ist nach dem Typus eines Protonephridiums gebaut. Durch Wachstumsvorgänge der Metasom-Zölomsäcke wird aber diese

Larven-Niere allmählich nach vorn bis in die Kragen-Region verschoben und mündet dann in der Nähe der Metasoma-Einstülpung aus. Dank seiner ansehnlichen Größe ist dieses Organ am lebenden Objekt unschwer zu untersuchen. Dabei ergibt sich, daß es aus einer dehnbaren, dünnwandigen Blase besteht, auf welcher eine große Zahl von Terminalzellen mit Wimperflammen aufsitzen. Durch einen kurzen Ausführungsgang steht jene Blase mit der Außenwelt in Beziehung (Figur 135, 136). Diese Niere liegt also während ihres Bestehens in einer Leibeshöhle, welche ihrem Wesen nach primäre Leibeshöhle ist, ein Moment, das bei Abwägung der Beziehungen der Nieren-Organe *der Larve* zu dem *des Volltieres* zu beachten ist.

Der durch das Nephridium gekennzeichnete Abschnitt der primären Leibeshöhle in der Kragen-Region hat auch die Bedeutung eines Hämozöls, da hier die erste Anlage des Blutes erfolgt. Die bezüglichen Vorgänge leiten sich damit ein, daß medial vom Larven-Nephridium eine Ansammlung von freien Mesoderm-Zellen in der Form eines rundlichen, rot erscheinenden Zell-Haufens entsteht (Figur 134, 135). Es sind Blut-Zellen, die sich in der Folge aus ihrem Verbande lösen und sich in der Höhle des Kragens zerstreuen. In der gleichen Larven-Periode werden aber auch in der dorsalen und ventralen Mittellinie des Darmes die beiden Hauptgefäß-Stämme *der späteren Phoronis* angelegt. Es handelt sich dabei um das larvale Dorsal- und Ventralgefäß. Durch pulsierende Kontraktionen aspirieren dann die beiden Gefäße die Erythrozyten. Auch Gefäß-Zöka kommen schon am larvalen Ventralgefäß zur Entwickelung. Aus diesen Befunden ergibt sich die Möglichkeit, die morphologischen Lagebeziehungen der 2 Längsgefäße *des Volltieres* zu ermitteln.

Der Hohlraum der Gefäße ist auf Lückenräume zwischen dem Epithel des Mesenterons und seiner Splanchnopleura, das ist auf die primäre Leibeshöhle zurückzuführen. Die erwähnten Gefäß-Anlagen sind zunächst offen und können daher die in der Kragen-Höhle entstehenden Erythrozyten aufnehmen. Die Bildung der Gefäße in der späteren Lophophor-Höhle steht im Zusammenhange mit der fortschreitenden Auskleidung dieses Hohlraumes mit Mesothel. Die Entwickelungsgeschichte macht es auch verständlich, daß *beim erwachsenen Tiere* die Hauptgefäße zum Teil noch den Charakter von Falten der Splanchnopleura haben. Ist die Abfaltung eine vollständige zu einem Gefäßrohr, dann kann auch ein Gefäßmesenterium ausgebildet sein (Figur 111).

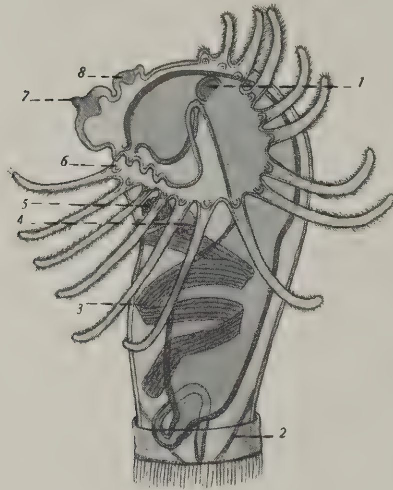
Gegen das Ende des Larven-Lebens entstehen an der Basis und zugleich an der Unterseite der Larven-Tentakel bereits die definitiven Tentakel der Imago in Form kleiner Ausstülpungen der Leibeswand (Figur 135, 137).

Wenn von der Larve der Phoronis, von der Actinotrocha, gesagt wird, daß sie nach dem Typus einer Trochophora-Larve gebaut sei, so gilt dies natürlich nur für *jenes frühe Larven-Stadium*, bei dem sich die Bildung des Mesoderms in Gestalt von Mesothel erst einleitet (Figur 28, 133, 139). *Ältere Larven* mit Zölom-Anlagen sind jenen Anneliden-Larven zu vergleichen, bei welchen bereits die Region des Metasomas durch Ausbildung von Segmenten angelegt erscheint.

Verwandlung. — Für die Actinotrocha von der eben geschilderten Gestalt und Organ-Ausbildung geht die Lebensweise als pelagische Form und die Aufgabe als Larve dem Ende zu. Sie nimmt jetzt eine gedrungene Form an und die bisher recht durchsichtige Leibeswand wird opak. Solche Larven verlieren auch mehr und mehr die Schwimmfähigkeit und deshalb sinken sie

in den Sammelgefäßen zu Boden. Das sind die Anzeichen für die Verwandlungsbereitschaft (Figur 137).

Die Actinotrocha hat in jedem Gebiet des Vorkommens eine Hauptschwärmzeit, während welcher sie als eine häufige Komponente des Planktons auftreten kann. Meist sind die Larven annähernd gleichaltrig, so daß im günstigen Fall verwandlungsreifes Material in größerer Menge zur Verfügung steht.



Figur 137. Vermes oligomera: Phoronidea. – *Actinotrocha branchiata* De Selys-Longchamps: *vor der Verwandlung.* (*1*) Leber-Divertikel; (*2*) Muskel-Bänder, welche als Rückzieher des Analfeldes dienen; (*3*) das schlauchförmige, lange Metasoma-Divertikel; (*4*) Nephridium; (*5*) Erythrozyten-Haufen; (*6*) Anlage der Tentakel der Imago an der Unterseite der Basis der Larven-Tentakel; (*7*) Sinnes-Organ des Kopf-Schildes, der durch Schrumpfen in Falten gelegt erscheint; (*8*) Scheitel-Platte. Nach dem Leben. (Original)

Die Verwandlung der Actinotrocha in die Phoronis ist in ihrer Art ein einzig dastehender, höchst merkwürdiger und komplizierter Vorgang, der den Beobachter in eine große Spannung versetzt. Das Schwierige ist dabei die kurze Zeit, in welcher die Metamorphose abläuft, und der Umstand, daß das Objekt wenig durchsichtig geworden ist.

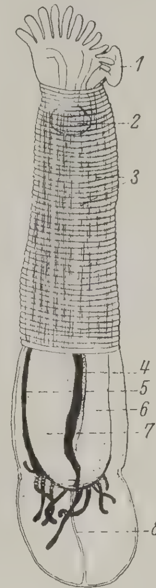
Die Verwandlungsvorgänge hatte bereits Joh. Müller (1854) beobachtet. *Den jungen Wurm* hielt er für einen *Sipunculiden.* In den folgenden Jahren berichtet die Literatur über Untersuchungen von Krohn (1858), Leuckart & Pagenstecker (1858). Aber erst A. Schneider (1861, 1862) gelang es festzustellen, daß Actinotrocha die Larve von Phoronis ist. Kowalewsky (1867), Metschnikoff (1869, 1871), Wilson & Caldwell konnten die Angaben Schneiders bestätigen und ergänzen. Ferner haben sich um die Vertiefung unserer bezüglichen Kenntnisse verdient gemacht Roule (1896, 1900), Ikeda (1901), Menon (1902), Schultz (1903), Brooks & Cowles (1904) und endlich De Selys-Longchamps (1904, 1907).

Es hat den Anschein, daß die Bedingungen, wie sie bei der Herstellung eines nativen, mikroskopischen Präparates geschaffen werden, das ist der Druck zwischen Deckglas und Objektträger, vielleicht auch der Mangel an Sauerstoff und die Anreicherung der Kohlensäure die Einleitung der Verwandlungsvorgänge auslösen.

De Selys-Longchamps meint, daß schon das Fangen mit dem Plankton-Netz den Übergang zur Verwandlung beschleunigen dürfte. Normalerweise würden die verwandlungsbereiten Larven zum Meeresgrund absinken, um günstige Örtlichkeiten für die Ansiedlung zu suchen.

Die Verwandlung leitet sich mit konvulsivischen Kontraktionen der Leibeswand ein, die zur Ausstülpung des Metasoma-Divertikels führen. Letzteres lag bisher als ein langer, eingestülpter Schlauch in der Leibeshöhle. Bei diesem Prozeß wird der Darm zu einer Schleife zusammengelegt und in das Metasom-Divertikel mit hineingezogen. Gleichlaufend gehen generative und metabolische Veränderungen an der Leibeswand einher, die ihren Ausdruck in Schrumpfungserscheinungen — besonders des Rückenteiles der Larve — haben. Auf diese Weise wird der After ganz nach vorn in die Nähe des Mundes verlagert. Der präanale Wimperkranz ist dabei

noch kurze Zeit erhalten, unterliegt aber dann der Rück- und Umbildung oder Einstülpung zur Bildung eines Proctodaeums oder einer After-Papille. Durchgreifende Veränderungen erleidet ferner das Gebiet der Episphäre der Larve. Auch hier treten Schrumpfungen und Abstoßungen von Teilen ein, und zwar am Kopfschild und am Kragen. Durch Verkürzung des Kragens gelangen die Larven-Tentakel an den Rand des Mundes oder in die Mundhöhle und werden zum Teil abgeworfen oder verschluckt und verdaut. Die am Rande des Schildes entstandenen definitiven Tentakel in Form kurzer Schläuche richten sich auf und umstellen als postorale Bildungen hufeisenförmig den Mund. Das sind zunächst nur Tentakel der äußeren Reihe, während die innere Tentakel-Reihe erst später durch Neubildung von Tentakeln entsteht. Damit ist dann im wesentlichen die Gestalt und der Bau der Tentakel-Krone der Phoronis hergestellt (Figur 138).



Figur 138. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis mülleri* De Selys-Longchamps: *eben aus der Verwandlung hervorgegangen.* (*1*) Rest des perianalen Feldes der Larve; (*2*) Rest der Leber-Divertikel der *Actinotrocha*; (*3*) Längsmuskel-Bänder des Hautmuskel-Schlauches; (*4*) Median- (Dorsal-) Gefäß; (*5*) Lateral- (Ventral-) Gefäß; (*6*) Intestinum; (*7*) Magen; (*8*) Funiculus als Rest des ventralen Darm-Mesenteriums. Nach dem Leben. (Original)

Die besagte Erscheinung der Abstoßung eines Teiles des Kopfschirmes verdient besondere Beachtung. Die Angaben über diese nicht leicht zu entscheidenden Punkte gehen aber auseinander. Wohl deutet eine Majorität von Untersuchern, zu welchen Metschnikoff (1869, 1871), Wilson (1881), Roule (1900), Ikeda (1901), Menon (1902) zu zählen sind, ihre Beobachtungen in dem oben angegebenen Sinne. Sehr eingehend hat sich mit diesen Fragen ferner De Selys-Longchamps (1907) beschäftigt. Er fand, daß sowohl der Kopfschirm, als auch der Kragen bis zur Ansatzstelle der Larven-Tentakel abgestoßen wird. Infolgedessen wäre sowohl das Epistom als auch das Zerebralganglion eine Neubildung. Der Vorgang der Abstoßung der genannten Teile besteht in einer histolytischen Autotomie solcher Körper-Abschnitte, die Leistungen nur während des Larven-Lebens zu erfüllen haben. Es dreht sich hierbei wohl um die Frage der Feststellung, in welchem Umfange die Eliminierung vor sich geht und ob die Bildung des Epistoms und des Ganglions der Imago noch aus Material des Gebietes der Episphäre erfolgt. Das scheint nach den Abbildungen von De Selys-Longchamps tatsächlich der Fall zu sein. Ergänzend sei hier eingefügt, daß nach Wilson (1881) und Caldwell (1882) die Episphäre wie auch das Epistom persistiert. Nach unseren eigenen Beobachtungen sind die Grade, in welchen die autotomischen Vorgänge als Schrumpfung und Histolyse ablaufen, von Fall zu Fall nicht gleich abgegrenzt. Am Kopfschild überwiegen zunächst Schrumpfungsvorgänge. Die Auflösung der Tentakel erfolgt von der Tentakel-Spitze aus. Selbst an Schnitten ist die Abgrenzung der Demarkationslinie, wo die Abstoßung der Larven-Teile erfolgt, nicht immer sicher festzustellen. Bei der Beurteilung aller dieser Vorgänge in der Absicht ihrer Auswertung für den Vergleich der Körper-Regionen *der Larve und des Volltieres,* ist das Leistungsprinzip zu beachten. Der Kopfschild (Episphäre) der Actinotrocha ist im Vergleich mit *Trochophora-Larven der Anneliden* ein hochspezialisierter Körper-Abschnitt mit

besonderen Leistungsaufgaben in bezug auf das Schwimmen und der Nahrungs-Aufnahme und so weiter. Dafür spricht die komplizierte und wohlausgebildete Muskulatur und das große Larven-Gehirn mit seinen peripheren Nerven und im weiteren Zusammenhang mit den bestehenden Nerven-Netzen der Leibeswand. Über die verschiedenen Leistungen des Kopfschirms kann nur die Beobachtung des lebenden Objektes unterrichten. Mit dem Übergang zum Volltiere und zur sessilen Lebensweise hat aber dieser Körperteil, wie auch der Kragen und die larvalen Tentakel ihre Aufgabe erfüllt und diese Teile werden daher abgebaut. Dabei entsteht eine Wund-Zone, aus der durch Regeneration das Epistom und das Gehirnganglion der Phoronis hervorgehen müßte; Epistom und Ganglion sind dann Ersatzteile. Ersteres funktioniert allerdings in ähnlicher Weise wie der Schirm auch beim verwandelten Tier als Oberlippe. Worauf es aber im vorliegenden Falle ankommt, ist die, wie es scheint begründete Tatsache, daß das Epistom und Ganglion aus dem Gebiete oder aus Restmaterial der Episphäre hervorgeht. Diese Momente lassen sich zusammenfassend in dem Sinne deuten, daß der Kopfschirm einschließlich der Scheitelplatte und das Epistom sowie das Zerebralganglion homologe Bildungen sind.

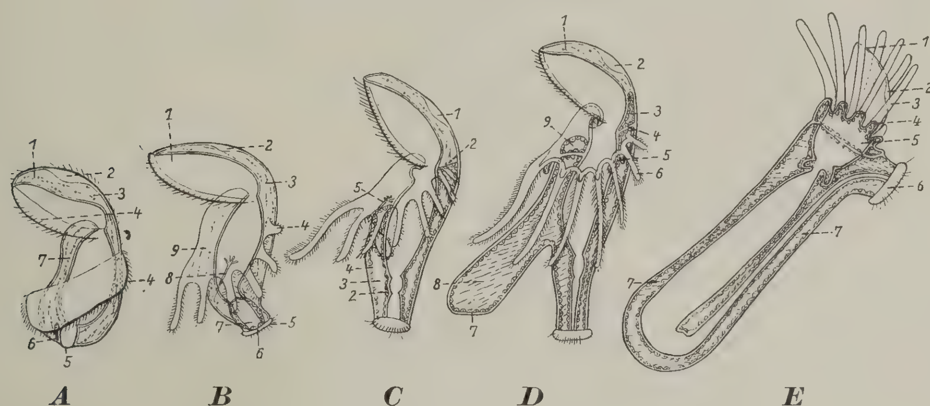
Die junge Phoronis hat einen wurmförmigen, verhältnismäßig dicken Körper, an welchem sich das Mesosoma als Tentakel-Krone vom übrigen Körper, dem Metasoma, ziemlich deutlich abgrenzt. An letzterem sind 2 Abschnitte unterscheidbar, und zwar ein vorderer, der durch die Ausbildung der Längsmuskulatur in Form von Muskelbändern ausgezeichnet ist, und ein hinterer, fast gleich langer, dessen Körperwand dünn und infolge der schwach entwickelten Muskulatur durchscheinend ist und zur Ampulle wird. Der vordere Körper-Abschnitt entspricht *beim erwachsenen Tier* dem Teil, in welchem die Längsmuskulatur kräftig entwickelt ist, und der je nach der Phoronis-Art noch ansehnlich an Länge gewinnen kann.

Am Darm sind *nach der Metamorphose* die später verschwindenden Leber-Divertikel des Larven-Darmes noch sichtbar, wodurch die Abgrenzung des Mesenterons gegenüber dem Ösophagus unzweifelhaft gegeben ist. Auch die Zurückführung des letzteren auf *das Stomodaeum der Larve* ergibt sich aus dem Vergleich derselben *mit dem Volltier*. Daß Phoronis doch wohl auch ein Proctodaeum besitzt, lehren Beobachtungen der Verwandlungsvorgänge, worauf bereits hingewiesen worden ist. Die Kuppe der Darmschleife ist durch einen Funiculus mit der Wand der Ampulle verbunden. Dieser Funiculus ist als ein Rest des ventralen Mesenteriums des Darmes zu betrachten.

Eine andere Frage von Interesse und Bedeutung betrifft das Verhältnis des Nephridiums der Actinotrocha und der Phoronis. Das der Actinotrocha geht (nach Ikeda 1901) aus einer Einstülpung des ektodermalen Körper-Epithels der jungen Larve ventral vom After hervor. Die paarig werdenden Nierenkanäle sind gegen das Blastozöl durch Solenozyt-Zellen geschlossen. Von der Stelle ihrer Anlage wird dann diese Niere parallelgehend dem Wachstum des erst entstandenen Paares der Zölom-Säcke nach vorn in die Region des Kragens verlagert. Sie liegt dann in der Kragenhöhle (primäre Leibeshöhle), also in dem Gebiete vor dem larvalen Diaphragma, und mündet in nächster Nähe der Öffnung der Metasom-Einstülpung nach außen. Somit befindet sich dieses Protonephridium am Ende der Larven-Periode im Gebiete des künftigen Mesosomas. Das definitive Nieren-Organ vom Typus eines Meta- oder Myxonephridiums liegt dagegen retroperitoneal

zu beiden Seiten des Endteiles des Intestinums oder des Afterdarms und steht durch Nephrostome mit dem Zölom des Metasomas in Verbindung.

Über die Beziehungen *der Larven-Niere zur Niere des Volltieres* bestehen verschiedene Angaben und Anschauungen. Eine dieser geht auf Caldwell (1882) zurück, laut welcher das Larven-Nephridium seine Solenozyten verlieren soll, während der Kanal zum Kanal der definitiven Niere wird. Einen ähnlichen oder gleichen Standpunkt vertreten Ikeda (1901), Goodrich (1903) und De Selys-Longchamps (1902, 1904, 1907). Diese Auffassung scheint mehr auf Annahmen zu beruhen, als durch Beobachtungen gestützt zu sein. Wenn eine Verlagerung der Larven-Niere in der besagten Weise und ihre Umwandlung in die definitive Niere wirklich zurecht besteht, so ist der ganze Vorgang höchst bemerkenswert, bedarf aber wohl noch einer neuerlichen Bestätigung.

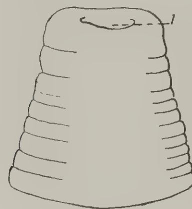


Figur 139. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Actinotrocha: schematische Darstellung der Entwickelung und ihrer Verwandlung zur Phoronis. **A** junge Actinotrocha.* Trochophorastadium. (*1*) Kopf-Schild (Episphäre); (*2*) Scheitel-Platte; (*3*) primäre Leibes-Höhle mit freien Mesenchym-Zellen; (*4*) präoraler und postoraler Wimper-Kranz; (*5*) Anus; (*6*) Anlage der Larven-Niere; (*7*) Kragen. — ***B** Metatrochophora vor Bildung des Metasoma-Divertikels.* (*1*) Kopf-Schild; (*2*) Scheitel-Platte; (*3*) primäre Leibes-Höhle; (*4*) Larven-Tentakel an der Zuwachsstelle; (*5*) präanaler Wimper-Kranz; (*6*) Anus; (*7*) Zölomsack des späteren Metasomas; (*8*) Larven-Niere; (*9*) Kragen. — ***C** voll ausgebildete Trochophora.* (*1*) Scheitel-Platte; (*2*) vordere Grenze des Metasoma-Zölomsackes; (*2*) n. b. der 2te Zweier, links Splanchnopleura; (*3*) Zölom; (*4*) Somatopleura; (*5*) Larven-Niere, darunter das Metasoma-Divertikel. — ***D** Actinotrocha, die Verwandlung durch Ausstülpung des Metasoma-Divertikels einleitend.* (*1*) Kopf-Schild; (*2*) Scheitel-Platte; (*3*) vorderer Zölom-Sack, aus dem das Zölom des späteren Mesosomas (Tentakel-Krone) hervorgeht; (*4*) Diaphragma; (*5*) Imago-Tentakel; (*6*) Larven-Tentakel; (*7*) Metasoma-Divertikel ausgestülpt; (*8*) ventrales Darm-Mesenterium; (*9*) vorderer Zölom-Sack wie (*3*). — ***E** Imago unmittelbar nach der Verwandlung.* (*1*) Kopf-Schild; (*2*) Scheitel-Platte; (*3*) Larven-Tentakel in Zurückbildung; (*4*) Imago-Tentakel; (*5*) Mesosoma-Zölom; (*6*) After-Feld; (*7*) Metasoma. (Original)

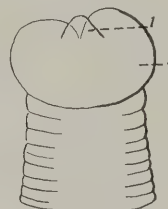
Von Bedeutung wäre dabei die Entscheidung der Frage, ob der Kanal *des Larven-Nephridiums* intra- oder interzellulär ist. Die Abbildungen in der Literatur ermöglichen keine sichere Beantwortung. Nach eigenen Beobachtungen *am lebenden Objekt* scheint der Kanal der Niere *älterer Larven* nicht aus durchbohrten Zellen zusammengesetzt zu sein, das heißt der Kanal wäre ein interzellulärer. Diese Auffassung würde durch die Abbildung von De Selys-Longchamps (1907, Tafel 9, Figur 13) gestützt werden. Nach Ikeda (1901) wird ja die Larven-Niere durch Einstülpung vom Ektoderm aus gebildet. Die mit Solenozyten besetzte Nieren-Blase und die Solenozyt-Zellen selbst würden wohl von Mesenchym-Elementen aufgebaut werden.

Als Endergebnis der Entwickelungsgeschichte der Phoronis läßt sich zusammenfassend sagen, daß der Trochophora-Typus der jungen Actinotrocha zunächst in eine zölomatische, oligomere Lebensform — man könnte sie Metatrochophora benennen — übergeführt wird, aus der schließlich durch die Metamorphose der Imago-Zustand hervorgeht. Dabei werden jene Teile abgestoßen, die nur für das pelagische Leben Bedeutung hatten. Dafür werden aber Einrichtungen für die sessile Lebensführung geschaffen, wie die Tentakel-Krone und der wurmförmig langgestreckte, drehrunde Körper, der eine Wohnröhre ausscheidet.

Es ist versucht in Figur 139, die einzelnen Phasen der Larven-Entwickelung und der Verwandlung der Actinotrocha zur Phoronis in einer zusammenhängenden Reihe in schematischer Darstellung verständlich zu machen.



Figur 140.



Figur 141.



Figur 142.

Figur 140. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *regenerierendes Vorderende nach Autotomie.* (*1*) aus der wallartigen Umrandung des Amputationsstumpfes geht die Tentakel-Krone hervor, in der grubenartigen Vertiefung desselben bricht der Mund durch. (Nach De Selys-Longchamps 1907)

Figur 141. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Regenerat nach Autotomie.* (*1*) Anlage des Epistoms; (*2*) Anlage des Lophophors. (Nach De Selys-Longchamps 1907)

Figur 142. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis hippocrepia* Wright: *Regenerat nach Autotomie.* (*1*) am Rande der hufeisenförmigen Anlage des Lophophors sprossen Tentakel aus. (Nach De Selys-Longchamps)

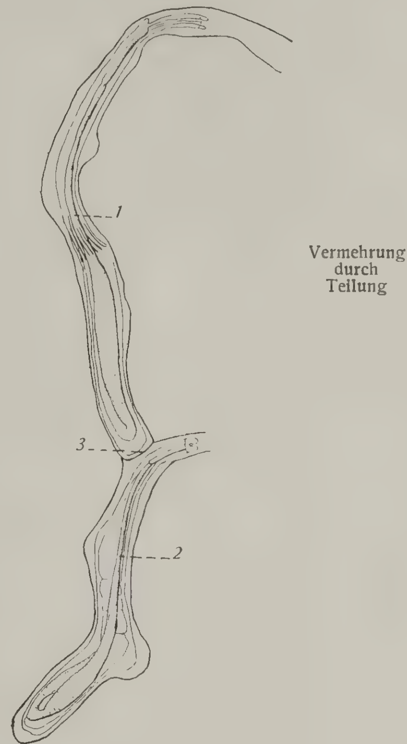
Re-generation

Es ist eine seit langem bekannte Tatsache, daß die Phoronis in der Gefangenschaft ihre Tentakel-Krone autotomiert und dann regenerieren kann und daß aber auch im Freien Phoronis-Exemplare mit regeneriertem Vorderende häufig gefunden werden. Selbst die Actinotrocha kann verlorengegangene Teile ersetzen, wie dies Schultze (1903) gezeigt hat. Es besteht bei der Phoronis die Fähigkeit nicht allein das Vorderende wieder herzustellen, sondern sie kann auch nach Querteilung in der muskulösen Partie des Körpers das ampullenartig aufgetriebene Hinterende (Harmer 1917) regenerieren. Die Regeneration erstreckt sich selbstverständlich auch auf die Organe, wie das Blutgefäß-System des Lophophors, das Zerebralganglion, den Darm und die Nieren. Am eingehendsten haben diese Vorgänge Schultze (1903) und De Selys-Longchamps studiert (1907) (Figur 50, 140 bis 142). Der Wundverschluß wird behufs Vermeidung von Blutverlust durch Kontraktion der Leibeswand-Muskeln bewirkt, wie das für Tiere mit einem Hautmuskelschlauch allgemein gilt. Nach Abstoßen des Lophophors verlöten sich an dem Regenerat alsbald die Durchtrennungsstellen der beiden Hauptgefäße zu einer Schleife, so daß die Blutzirkulation zwischen den beiden Gefäßen wieder hergestellt wird. Diese Gefäßschlinge differenziert sich dann weiter zur Norm der Gefäße der Tentakel-Krone. Der Lophophor wird zunächst als eine vorspringende

Falte der Körperwand vorbereitet, aus der dann die Tentakel hervorwachsen. Aus einer Eintellung der Wundfläche entstehen Mund und Munddarm, und das Epistom hat bei der Neuanlage zunächst die Form eines Konus hinter dem Munde. Abgeworfene Tentakel-Kronen verschließen nach Beobachtungen von Cori gleichfalls die Wundfläche und dann kommt es zur Verlötung der beiden Darmstummel und der Längsgefäß-Stämme. Bemerkenswert ist es, mit welcher Raschheit sich die Regenerationsvorgänge erfüllen. Diese sind bisher nur vom morphologischen Standpunkt aus studiert worden. Über die histogenetischen Vorgänge stehen noch Untersuchungen aus.

Vermehrung durch Teilung

Die Phoronis vermehrt sich auf Grund ihres guten Regenerationsvermögens auch durch Teilung. Unter *den Tentaculaten* besitzt sie in dieser Hinsicht ursprünglichere Eigenschaften als *die Bryozoen und Brachiopoden*. Auf die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung ist Cerfontaine (1903) bei der Untersuchung der Kolonien der rassenbildenden Varietät von *Phoronis hippocrepia* Wright des Hafens von Neapel im Sommer aufmerksam geworden, zu welcher Zeit er die Ansiedlungen degeneriert oder scheinbar abgestorben fand. In Wirklichkeit waren aber die Tiere nicht eigentlich abgestorben, sondern in kleine Stücke zerfallen gewesen, die sich zum Teil im Zustand der Regeneration befanden. Mit Beginn der günstigen Jahreszeit belebten sich nämlich die alten Phoronis-Kolonien in kurzer Zeit wieder mit zahlreichen Tieren, obzwar eine Besiedlung durch Actinotrocha deshalb auszuschließen war, weil die Geschlechtsreife noch ausstand. Als eine Bestätigung dieser Angaben sind die Befunde von Harmer (1917) bei *Phoronis ovalis* Wright über deren Teilungsfähigkeit zu betrachten. Dieser Autor erwog die Möglichkeit, daß eine in einer Mollusken-Schale angesiedelte Kolonie, wie es sich bei der von ihm untersuchten handelte, ihren Ursprung aus einer oder wenigen Larven nähme und daß die weitere Vermehrung der Individuen durch Querteilung erfolge. Daraus würde sich die große Bedeutung der Querteilung bei diesen Tieren für die Erhaltung der Kolonien und der Art und für das Überdauern von Zeiten ungünstiger Lebensbedingungen ergeben. Die Untersuchung seines Materiales bestätigte diese Annahme (Figur 143). Bei *den im Schlamm- oder Sand-Grund wohnenden Phoronis-Arten* fanden wir zwar oft genug Exemplare mit regenerierter Tentakel-Krone, aber niemals Anzeichen für Teilungsvorgänge. Über die Regeneration nach Querteilung des Metasomas *bei Phoronopsis* berichtete auch Gilchrist (1919).



Figur 143. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. – *Phoronis ovalis* Wright: *Beispiel von autotomischer Teilung*. Das obere Exemplar (*1*) ist auf den zephalen Abschnitt eines kompletten Tieres zurückzuführen, es besitzt daher die ursprüngliche Tentakel-Krone; (*2*) ist auf den hinteren Teil des vollständigen Tieres zurückzuführen, sein Lophophor befindet sich noch im Zustande der Regeneration. (*3*) ist die Scheidewand in der Röhre, die nach der Autotomie neu gebildet worden ist. (Nach S. F. Harmer 1917)

Physiologie

Bewegung. — Die Bewegungserscheinungen der Actinotrocha und der Phoronis beruhen auf der Tätigkeit von Wimpern und Muskeln.

Bei der Larve kommt die Bewegung im Wasserraum ausschließlich durch Wimper-Aktionen zustande. Außerdem steht diese im Dienste des Nahrungserwerbes und des Wasserwechsels zum Zwecke chemischer Perzeption und der Atmung. *Ganz junge Phoronis-Larven* sind total bewimpert. Später beschränkt sich die Bewimperung, soweit sie die Außenfläche des Körpers betrifft, auf die Wimperkränze (Figur 133, 134, 139). Zuerst entsteht der präorale Wimperkranz entlang der Umrandung des Kopfschildes. Alsbald tritt der postorale Wimperkranz als ein breiter, wulstartig verdickter, schräg zur Körper-Achse gestellter Epithelstreifen in Aktion. Wenn an ihm die ersten Larven-Tentakel hervorsprossen, verläßt die Larve den Brutraum des Muttertieres und geht zur pelagischen Lebensweise über. In diesem Stadium scheint der postorale Wimperkranz der Hauptmotor für das Schwimmen zu sein. Im Hinblick auf seine vom Munde abgerückte Lage dürfte ihm für den Nahrungserwerb nur eine untergeordnete Bedeutung zukommen.

Junge Larven mit noch wenig Tentakeln schwimmen in der Richtung der Körper-Achse mit dem Scheitelpol voraus und rotieren dabei um ihre Hauptachse in der einen oder der anderen Richtung des Uhrzeigers. Sie können sich aber auch um eine quer zur Sagittalebene gelegte Achse drehend nach rückwärts überschlagen und diesen Vorgang wiederholen. Beim Schwimmen wird der Kopfschild meist auf die Fläche des Kragens aufgelegt gehalten, kann aber auch von Zeit zu Zeit aufgestellt werden.

Larven mit dem Besitze *postoraler Tentakel* bewegen sich nur langsam durchs Wasser, man könnte von einem Schweben sprechen. Sie stehen dabei aufrecht und die Kragen-Tentakel werden vom Körper abgespreizt und mit leicht nach oben gebogenen Spitzen gehalten. In ihrer Gesamtheit dürften die Tentakel die Schwebefähigkeit des Körpers nach Art eines Fallschirmes erhöhen. Jetzt geht die vorwärtstreibende Kraft vorwiegend von dem breiten, mit sehr kräftigen Wimpern versehenen, präanalen Wimperkranz aus, der gleich der Wirkungsweise des Propellers eines Schiffes in Aktion tritt. Bei den 3 Wimperkränzen verläuft die Welle des Wimperschlages in der Richtung gegen den Uhrzeiger.

Die Actinotrocha erweist sich als positiv phototaktisch. Auf Grund dieser Eigenschaft gewinnt sie vom Orte ihrer Geburtsstätte die oberflächlichen Wasserschichten und gelangt in Gebiete reichlicher Nahrung.

Wie in dem Kapitel über Morphologie gezeigt worden ist, verfügt *die Actinotrocha* über eine reich ausgebildete Muskulatur der Leibeswand (Figur 133). In ihrer Gesamtheit kommt derselben vermutlich die Aufgabe zu, durch ihren Tonus die Körpergestalt zu stabilisieren. Auf Reize kann jedoch die Leibeswand-Muskulatur Änderungen der Körperform hervorrufen. Aber für die Fortbewegungen hat sie keine Bedeutung. Die Muskeln des Kopfschirmes können sein Aufklappen in der Längsrichtung des Körpers oder seine Auflagerung auf die Fläche des Kragens bewirken. Um noch auf einen anderen Spezialfall der Muskel-Aktion hinzuweisen, sei erwähnt, daß der einzelne Larven-Tentakel seinen distalen Abschnitt zu beugen, das heißt noch mehr zu krümmen vermag, als es seiner Normalhaltung entspricht und daß er sich auch strecken kann. Kontaktreize durch Fremdkörper dürften diese Bewegungen auslösen. Eine besondere Rolle fällt aber der larvalen Leibeswand-

Muskulatur insofern bei der Verwandlung zu, als durch ihre Kontraktionsstellung die Ausstülpung des Metasoma-Divertikels bewirkt wird. Auch die sich als Schrumpfung darstellenden Vorgänge der Reduktion des Kopfschildes und die Verlagerung der Larven- und der definitiven Tentakel in das Mundgebiet wird durch die Kontraktion der Muskulatur jener Teile hervorgerufen.

Die Wimperbewegung steht auch im Dienste der Haut-Atmung, indem durch die Eigenbewegung der Larve ein System von Wasserströmen hervorgerufen wird.

Jenes am Kopfschild *bei der Actinotrocha branchiata* und bei der Larve B *der Phoronis architecta* Andrews (1890) und bei der Larve *der Phoronis ijimai* Oka (1887) beobachtete Sinnes-Organ, welches sich als ein kegelförmiger Zapfen in der Mittellinie zwischen der Scheitelplatte und dem Schirmrand erhebt, trägt ähnlich wie diese einen Wald zarter, langer Wimpern, die selbständig, das heißt in keiner Beziehung zu der anderen Bewimperung der Larve nur wenig kräftige Bewegungen ausführen (Figur 134). Offenbar handelt es sich hier um ein chemisch-rezeptorisches Sinnes-Organ, das neben Sinnes-Zellen auch Wimper-Zellen zur Unterhaltung einer Wasserzirkulation besitzt. *Bei verwandlungsbereiten Tieren* tritt dieses Organ infolge der Schrumpfung des Kopfschildes noch stärker hervor, ja es führt auch tastende Bewegungen aus (Figur 137).

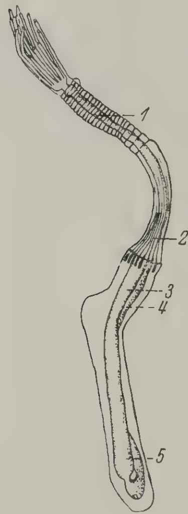
Die Bewegung der Phoronis zum Zwecke der Ortsveränderung erfolgt nur durch Muskel-Aktion. Es sind dabei 2 Phasen zu unterscheiden, nämlich das Hinausschieben der Tentakel-Krone und des anschließenden vorderen Abschnittes des Metasomas vor die Röhrenmündung zur Entfaltung des Tentakel-Apparates und anderseits das Einziehen des Vorderendes in das Röhren-Innere, im Sinne einer Fluchtbewegung. Außerdem kann das Tier den Ort innerhalb der Wohnröhre ändern. Nach De Selys-Longchamps (1903) verläßt die Phoronis unter Umständen ihre Wohnröhre und kriecht aus dieser ganz heraus, um eine neue zu bilden. Alle diese Bewegungen kommen durch das abwechselnde Spiel der Kontraktion und Erschlaffung der Längs- und Ring-Muskulatur der Körperwand zustande. Das Ausstrecken aus der Röhre und das Zurückziehen in dieselbe wird dadurch ermöglicht, daß sich das Tier mit seinem ampullenartig verdickten Hinterende durch Erhöhung des Binnendruckes der Leibeshöhlen-Flüssigkeit im Röhrenlumen festklemmt. Das Entfalten des Tentakel-Apparates wird durch Kontraktion der Ringmuskulatur, das Einziehen durch Kontraktion der Längsmuskelbänder bewirkt. Die Tiere können das Vorderende auf das 4-fache der Länge der Tentakel-Krone aus der Röhrenmündung herausstrecken; der Metasoma-Anteil ist dabei stark verdünnt.

In bezug auf den Mechanismus des Entfaltens und Einziehens der Tentakel-Krone zeigt *Phoronis ovalis* Wright (nach S. F. Harmer 1917) bemerkenswerte Abweichungen vom geschilderten Normalverhalten beziehungsweise ein für den Phoronis-Typus neues Prinzip der Fluchtbewegung (Figur 144, 145). Bei dieser Art ist die muskulöse Partie und der Ampullen-Abschnitt des Metasomas fast gleich lang. Das Besondere ist dabei, daß der erstgenannte Teil beim Einziehen der Tentakel-Krone in den Ampullen-Abschnitt eingestülpt wird. Es bildet sich dabei ähnlich wie bei *den Bryozoen* eine Ringfalte (Duplikatur) aus. In der Tat könnten diese Verhältnisse als Vorläufer für den Zustand und für die Art, wie bei den *Bryozoen* die Tentakel-Krone eingezogen wird, betrachtet werden. Wohl müßten aber diese Befunde, die nur aus dem Studium von konserviertem Material

gewonnen worden sind, am lebenden Objekte nachgeprüft und in bezug auf einige Punkte klar gelegt werden.

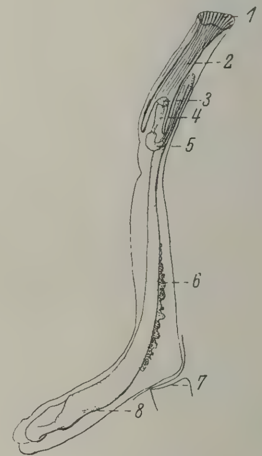
Auf entsprechend stark wirkende Reize ziehen sich die Tiere in den hintersten Abschnitt der Wohnröhre zurück. Diese Fähigkeit gewinnt für *die Phoronis-Arten* Bedeutung, welche die Gezeiten-Region bewohnen.

Das Einziehen des Tentakel-Apparates kann je nach der Reizstärke auf einmal und sehr rasch oder in einzelnen Etappen erfolgen. Wirken entsprechend schwache Reize wiederholt auf die Tentakel-Krone ein, so kann die Fluchtreaktion unterbleiben. Eine solche Abstumpfung der Reizwirkung läßt sich *auch bei anderen festsitzenden Tieren* feststellen. Damit ist die Möglichkeit für eine Einstellung auf die wechselnden Verhältnisse im ruhigen und bewegten Wasser gegeben.



Figur 144.

Figur 144. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis ovalis* Wright: *mit entfalteter Tentakel-Krone.* (*1*) Ösophagus; (*2*) Körper-Region mit Längsmuskulatur; (*3*) Vormagen; (*4*) Intestinum; (*5*) Magen. (Nach S. H. Harmer 1917)



Figur 145.

Figur 145. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis ovalis* Wright: *zeigt die Invagination der Partie der Leibeswand mit Längsmuskulatur.* (*1*) Öffnung der Invagination; (*2*) Längsmuskeln; (*3*) Lophophor in Regeneration; (*4*) Ösophagus; (*5*) Vormagen; (*6*) Blind-Gefäße mit Fettkörper; (*7*) Scheidewand der Wohnröhre; (*8*) Magen. (Nach S. F. Harmer 1917)

Es ist auch die Frage nach den Beziehungen zwischen dem Nerven-System und der effektorischen Muskulatur aufzuwerfen. Während das Pro- und Mesosoma der Träger des Zerebralganglions und des Nervenringes ist, wurde im Metasoma ein meist nur einseitig ausgebildeter Längsnerv, das heißt ein Riesenachsen-Zylinder nachgewiesen. Daher erscheint die nervöse Ausstattung des Hinterkörpers, soweit sie das zentralisierte Nerven-System betrifft, vernachlässigt, obzwar gerade die Metasoma-Partie die obenerwähnten lebenswichtigen Bewegungen ausführt. Bei der mangelhaften Kenntnis des Nerven-Systems der Phoronis läßt sich nur vermuten, daß der Reflexmechanismus der Muskelbewegung im vorliegenden Falle hauptsächlich durch das diffuse Nerven-Netz erfüllt wird. Dem Lateralnerv dürfte die Aufgabe zufallen, bei stärkeren Reizen der Vermittlung einer raschen Fernwirkung zu dienen.

Wimperbewegung. — Eine Wimper-Einrichtung ist bei Phoronis nur im Bereiche der Tentakel-Krone ausgebildet. Das Leibeswand-Epithel des einzelnen Tentakels besteht zum überwiegenden Teil aus Wimper-Zellen. Dies gilt auch für die Fläche der Lophophor-Konkavität und für die Lophophor-Organe. In der Gänze stellt daher die Tentakel-Krone einen Strudel-Apparat dar, durch dessen Tätigkeit ein Aspirationsstrom im umgebenden Wasser erzeugt wird.

Damit ist den Bedürfnissen nach dem Gas-Austausch im Sinne der Atmung und zugleich des Nahrungserwerbes entsprochen. Die Tentakel in ihrer Gesamtheit schaffen durch die stark vergrößerte Oberfläche günstige Bedingungen für die Erfüllung dieser beiden Aufgaben.

Atmung. — Wenn in diesem Zusammenhang die Tentakel-Krone als eine Form einer Kiemen-Einrichtung aufgefaßt werden kann, so kommt noch hinzu, daß jeder Tentakel ein Blutgefäß besitzt, in welchem das Blut eine gewisse Zeit verweilt und wie die Flüssigkeit in einem Manometerrohr auf und ab schwankt. Eine weitere Erleichterung für den Vorgang der Atmung liegt in dem Besitz des Hämoglobins der Erythrozyten. Auf diese Weise kann Sauerstoff niederer Spannung noch ausgenützt werden. Gerade die niedere Sauerstoffspannung und eine erhöhte Sauerstoffzehrung ist vielfach ein Charakteristikum des Biotops am Meeresgrunde, aber auch ein Faktor, der *bei röhrenbewohnenden Tieren* in Wirksamkeit tritt, wenn sie bei Seegang oder während der Ebbezeit gezwungen sind, zurückgezogen in ihren Wohnröhren zu verharren und der Gas-Austausch durch die Tentakel-Krone nicht möglich ist. Inwieweit etwa anaerobe Prozesse zur Energie-Gewinnung bei Phoronis unter besagten Umständen für die mangelnde Kiemen-Atmung eintreten, dafür fehlen Beobachtungen. Es wäre ferner darauf hinzuweisen, daß die Phoronis durch aktives Abwerfen oder durch passiven Verlust ihrer Tentakel-Krone auf die Kiemen-Atmung zeitweise verzichten muß. Auch in diesem Falle könnten neben der Haut-Atmung anaerobe Vorgänge zur Sauerstoff-Abspaltung über die schwierige Situation hinweghelfen. Es erscheint jedenfalls bemerkenswert, daß die Regeneration des Vorderendes recht rasch erfolgt und daß die Reparation vor allem an den Gefäßen einsetzt.

Nahrungsaufnahme. — Dadurch, daß die dem Munde zugekehrten Flächen der Tentakel ein kräftiger arbeitendes Wimperkleid besitzen, als die anderen Gebiete der Tentakel-Krone, wird ein Wasserstrom erzeugt, welcher in den Raum zwischen der äußeren und inneren Tentakel-Reihe eintritt. Das herangezogene Wasser verläßt diesen Raum durch die Zwischenräume zwischen den Tentakeln. Wenn die im Wasser suspendierten, als Nahrung dienenden Körper mit den Wimpern in Berührung kommen, gelangen sie erst in die eigentliche Wirkungssphäre. Die einzelnen Nahrungskörperchen werden dann von einer Wimper der anderen zugeworfen und auf diese Weise wie auf einem laufenden Band, aber mit einer gewissen Auswahl der Mund-Öffnung zugeführt. Hier trifft das Epistom nochmals eine Sichtung. Während des Übertrittes der Nahrung verschließt dieses nicht selten die Mund-Öffnung und dieser Vorgang läßt sich oftmals als gekoppelt mit dem Auseinanderweichen von Tentakeln beobachten, um Fremdkörper durchtreten zu lassen. Die untauglichen Körperchen können aber auch durch die Bewimperung der Mundklappe direkt aus der Tentakel-Krone herausgeschleudert werden.

Die Nahrung besteht der Hauptsache nach aus Diatomeen, 1-zelligen, unbeschalten Algen und Protozoen. Gelegentlich werden auch Skelett-Nadeln und -Fragmente von Spongien, Echinodermen und Sandkörnchen im Darminhalte nachgewiesen. Doch dürften diese Befunde nicht normale sein.

Die in den Ösophagus aufgenommene Nahrung wird durch seine kräftige Bewimperung zu Portionen angereichert, die dann durch Muskel-Aktion verschluckt und in den Vormagen weitergetrieben werden.

Verdauung. — Dem langen, aber dünnen Vormagen fällt die Aufgabe zu, Nahrung in größerer Menge aufzunehmen und aufzuspeichern, die dann durch peristaltische Kontraktionen nach und nach dem Magen zugeführt wird. Der in den Magen übergetretene Darminhalt wird zunächst durch das Wimper-Epithel, welches die entlang der dorsomedialen Seite des Magens verlaufende Flimmer-Rinne bildet, in eine rotierende Bewegung versetzt. Durch Metablasie des Epithels des Magens oder durch Zusammenfließen von Epithel-Zellen entstehen keulenförmige Synzytien, welche die Nahrung phagozytieren und intrazellulär verdauen (Figur 106). Das Ergebnis des Verdauungsvorganges sind, soweit optisch beurteilbar, fettartige und dotterähnliche Körnchen, welche sich als Inhaltskörper in den Zellen des Fettgewebes wiederfinden und dorthin vermutlich durch das Blut gebracht werden. Im Intestinum (Dünndarm) findet die Eindickung des Darminhaltes und seine Formung zu langen, spindelförmigen Fäzes von gummiguttgelber Farbe statt. Der Hauptsache nach bestehen die Kotballen aus Hart- oder Skelett-Teilen von Diatomeen und anderen Nahrungsobjekten und aus einer krümeligen Grundmasse.

In bezug auf die Verarbeitung der Nahrung im Larven-Darm sei ergänzend erwähnt, daß sich die Nahrungskörper im Magen *der Actinotrocha* auf einem durch Wimpern in Rotation versetzten Schleimfaden anreichern, wie dies auch für *die Kamptozoa* (*Entoprocta*) nachgewiesen wurde.

Blutzirkulation. — Das Blutgefäß-System der Phoronis ist ein geschlossenes, und zwar in der Weise, daß das Median- und Lateralgefäß im Gebiete des Magens durch Kollateralgefäße und den Darmsinus und in der Tentakelkrone durch den Gefäßring der Lophophor-Höhle verbunden sind. An unverletzten Tieren, bei denen entweder nur die aus der Röhre hervorgestreckte Tentakelkrone beobachtet wird, oder an Tieren, welche aus den Röhren isoliert worden sind, läßt sich feststellen, daß im Mediangefäß das Blut von hinten nach vorn strömt und im Lateralgefäß in umgekehrter Richtung. Allerdings liegen aber auch sichere Angaben vor, daß die Strömungsrichtung sich umkehren kann, welcher Vorgang, wie Bethe (1927) in seiner eingehenden Untersuchung der Physiologie des Blutgefäß-Systems der Phoronis hinweist, vom Standpunkt des Physiologen viel Interesse beinhaltet und an die Verhältnisse der Blut-Zirkulation *der Salpen* erinnert. Eine Besonderheit des Blutgefäß-Systems der Phoronis besteht darin, daß das Lateralgefäß zahlreiche blindgeschlossene Seitenzweige, die Zökalgefäße oder Gefäßzotten, besitzt. Soweit die Gefäße eine Muskularis haben (Median- und Lateralgefäß, Zökalgefäße, Lophophor- und Tentakel-Gefäße), werden aktive Pulsationen, die durch ihre verschiedene Frequenz ihre physiologische Unabhängigkeit voneinander dartun, ausgeführt. Auf Grund dieser anatomischen Verhältnisse sind die Bedingungen für die Regelung der Blutzirkulation kompliziert, aber auch mit Rücksicht auf die verschiedenen Voraussetzungen, wie sie in dem einen Fall beim unverletzten Tier oder beim in der Röhre zurückgezogenen und kontrahierten oder in Regeneration des Prosomas befindlichen Exemplaren vorliegen. Trotzdem kommt es dadurch zu einer Koordination in der Blutbewegung, daß (nach Bethe) zu jeder Zeit an irgendeiner Stelle des fast überall zu selbständigen rhythmischen Bewegungen fähigen Röhren-Systems ein Punkt höchster Automatie vorhanden ist, von dem die Erregungswellen der Reihe nach auf die übrigen Teile übergehen, so daß eine relative Blutleere in einem Teil des Gefäß-Systems in Koizidenz mit einer Blutüberfülle in einem anderen Abschnitt steht. Die Zökal-

gefäße stellen in ihrer Gesamtheit ein Blutreservoir dar, das bei verschiedenen Zuständen des Tieres eine Regulation der Blutverteilung ermöglicht. Sie werden durch den Überdruck im Lateralgefäß gefüllt und entleeren ihren Blutanteil unabhängig voneinander durch Kontraktion. Diese Einrichtungen stehen auch in Beziehung zum Fettgewebe, das im Stoffumsatz eine wichtige Rolle zu spielen scheint (Figur 119). Auch sei auf das Volumverhältnis zwischen Blutplasma und Erythrozyten hingewiesen, das zugunsten des flüssigen Blutanteiles besteht.

Leibeshöhlen-Flüssigkeit. — Um den Begriff der Leibeshöhlen-Flüssigkeit vom Standpunkt der Entwickelungsgeschichte, der Morphologie und der Physiologie zu charakterisieren, kann man die Leibeshöhlen-Flüssigkeit *der Actinotrocha* als Blastozöl-Flüssigkeit, die *der Phoronis* als Zölom-Flüssigkeit bezeichnen. Der Blastozöl-Liquor ist vollständig farblos und enthält im Verhältnis zu seinem ansehnlichen Volumen relativ wenig geformte Elemente in der Form von Amöbozyten und Pigment-Zellen. Erstere besitzen die Eigenschaften von Mesenchym-Zellen und lassen sich schon *bei sehr jungen Larven* beobachten, bei denen sie sich vorwiegend auf der Oberfläche des Darmes ansiedeln und nur sehr langsam ihren Ort wechseln. Ihre dünnen Pseudopodien flottieren vielfach in der Leibeshöhlen-Flüssigkeit. Aus diesen Amöbozyten scheinen jene großen Pigment-Zellen hervorzugehen, welche entlang der Wimperkränze zu finden sind. In ihrem Zytoplasma enthalten sie zahlreiche kleine Körnchen, die ihnen im durchfallenden Licht ein schwefelgelbes Kolorit geben, die sie aber im auffallenden Licht schwarz erscheinen lassen. Welche Funktionen diese Amöbozyten erfüllen, ist nicht ermittelt. Vermutlich stehen sie im Dienste des Stofftransportes und dienen auch als Speicher-Zellen für Abbauprodukte. Aus Mesenchym-Zellen gehen auch die Anlagen der Erythrozyten bei der Larve hervor (Figur 134 bis 135). Wenn es dann zur Loslösung dieser aus ihrem Mutterboden kommt, kann der Blastozöl-Liquor der Kragen-Region als Hämozöl-Liquor bezeichnet werden.

Der Zölom-Liquor *der Phoronis* besteht aus einer flüssigen Komponente, der Zölom-Flüssigkeit im eigentlichen Sinn des Wortes und aus geformten Elementen. Die Leibeshöhlen-Flüssigkeit als solche ist farblos, klar und scheint Eiweißverbindungen gelöst zu enthalten, da Eiweiß fällende Konservierungs-Flüssigkeiten Ausflockungen bewirken. Wenngleich über die chemische Zusammensetzung und in bezug auf physiologische Eigenschaften der Blastozöl- und Zölom-Flüssigkeit bisher keine Untersuchungen angestellt worden sind, so läßt sich das eine annehmen, daß diese Flüssigkeiten als Salzgemische eine weitgehende Übereinstimmung mit dem Meerwasser aufweisen werden.

An geformten Elementen enthält die Leibeshöhlen-Flüssigkeit regelmäßig Leukozyten in größerer Anzahl. Die verschiedenen Bilder, die sie darbieten, läßt auf verschiedene Phasen ihrer Leistungen und Lebensgeschichte schließen. Sie sind mononukleär und ihr Plasmaleib kann eine fein-granuläre Struktur zeigen oder von zahlreichen, ziemlich großen Kügelchen erfüllt sein.

Pigment-Zellen von dem gleichen optischen Charakter wie jene der Larve eigentümlichen, finden sich meist in geringer Zahl in der Zölom-Höhle der Tentakel (Figur 93). Durch sie erscheinen die Tentakel im auffallenden Lichte mit kleinen, schwarzen, unregelmäßig geformten Flecken versehen. Weiter wurden in der Zölom-Flüssigkeit schon von den ersten Untersuchern spindelförmige Körper beobachtet, die durch die Nieren nach außen entleert werden. Die Körper entstehen in den

Zellen des Fettgewebes aus degenerierten Erythrozyten und stellen eine Endphase oder ein Endprodukt dieser dar (Figur 119, 120). Über ihre chemische Beschaffenheit ist nichts bekannt. Außerdem enthält die Zölom-Flüssigkeit *bei geschlechtsreifen Tieren* Spermien und Eier, die hier ihre letzte Reifung durchmachen. Eier im Zustande der Entwickelung sind als Ausnahmeerscheinungen zu betrachten.

Abgesehen von der Rolle, die die Leibeshöhlen-Flüssigkeit im Zusammenhang mit dem Stoffumsatz, Stofftransport, der Exkretion und der Geschlechtsfunktion zu erfüllen hat — Vorgänge, über die wir unzureichend unterrichtet sind —, bewirkt sie, unter dem Einflusse des Tonus der Leibeswand-Muskulatur stehend, den nötigen Turgor zur Aufrechterhaltung der Körpergestalt. Endlich tritt die Zölom-Flüssigkeit als ein integrierender Faktor im Mechanismus zur Entfaltung der Tentakel-Krone in Tätigkeit, indem sie den von der Leibeswand-Muskulatur des Metasomas ausgehenden Druck auf die Leibeshöhlen-Flüssigkeit bis in das Gebiet der Tentakel-Krone auswirken läßt und dieser dadurch die wirksame Form einer Strudel- und Reußen-Einrichtung verleiht.

In der Leibeshöhlen-Flüssigkeit finden sich gelegentlich auch Fremd-Organismen oder Parasiten, wie zum Beispiel Trematoden (De Selys-Longchamps 1907).

Pigment. — *Bereits bei jungen Larven* mit nur 2 Paar Tentakeln lassen sich in den Epithel-Zellen der Leibeswand sehr feine, rote Pigmentkörnchen nachweisen, die später insbesondere in den Zellen der Wimperkränze zahlreicher werden. Übrigens beherbergt das Zytoplasma der Zellen des Magens auch solche Farbkörnchen. Sie sind so klein, daß man sie als staubförmig bezeichnen kann. Pigmentkörnchen von größeren Abmessungen verleihen dem präanalen Wimperkranz von *Phoronis mülleri* De Selys-Longchamps ein deutlich rotes Kolorit. Das scheinbar gleiche Pigment findet sich gehäuft im Epithel an der Basis des Lophophors und in geringerer Menge in dem der Tentakel und auch in der Leibeswand des Metasomas *des Volltieres*. Endlich wird in Erinnerung gebracht, daß die Schleimumhüllungen der Gelege durch Pigmentkörnchen blaßrot gefärbt erscheinen können.

Über die Herkunft und Entwickelung der besagten Pigmentkörnchen läßt sich nichts aussagen. *Beim erwachsenen Tier* scheint Pigment im Zusammenhang mit der Degeneration von Erythrozyten in den Zellen des Fettkörpers gebildet zu werden. Auffallend ist das frühe Auftreten von Pigmentstäubchen im Larven-Stadium und das, fast könnte man sagen, universelle Vorkommen derselben bei *der Phoronis*. Das spricht wohl für besondere Aufgaben, die das Pigment zu erfüllen hat.

Exkretion. — Das Protonephridium *der Actinotrocha* scheint nicht allein im Dienste der Exkretion zu stehen, sondern auch für die Regulation des Wassergehaltes zu sorgen. Dafür sprechen Beobachtungen *am lebenden Objekte* solcherart, daß der blasenförmige Anteil des Nephridiums, welcher mit den Terminalzellen besetzt ist, wechselnd gefüllt und unter Umständen gebläht und ballonartig geschwellt erscheint. Im letzten Falle stehen dann die Solenozyt-Zellen in Distanz voneinander und sind in ihrer Isoliertheit leicht zu überblicken (Figur 135, 136). Das Larven-Nierenorgan ist ansehnlich groß und ist von der Leibeshöhlen-Flüssigkeit allseitig umspült. Bemerkenswert ist die unmittelbar benachbarte Lage der Erythrozyt-Anlage zur Niere.

Was die Arbeitsweise des Nephridiums *der Phoronis* anlangt, so lassen sich wohl in den Epithel-Zellen des Nierenkanals *beim lebenden Tier* und auch in Schnittserien durch *konservierte Objekte* kleine, braune Körnchen feststellen, die als Harnkonkremente angesprochen werden (Figur 113, 114). Diese Befunde könnten als der Ausdruck der exkretorischen Tätigkeit des Organes gedeutet werden. Die Exkretion scheint aber bei diesem Tiere vorwiegend durch das Vasoperitonealgewebe der Gefäß-Zöka und durch Amöbozyten besorgt zu werden, so daß die Nierenkanäle mehr zur Ausleitung von Exkreten anderer Herkunft dienen. Von der Bildung und Ausscheidung der relativ zahlreichen und voluminösen spindelförmigen Körper wurde schon oben berichtet. Ihre Unlöslichkeit im Zölom-Liquor verhindert die Anreicherung von Abfallstoffen in diesem.

Das Nephridium der Phoronis ist wohl hauptsächlich in den Dienst der Ausleitung der Geschlechts-Produkte gestellt. Seine Doppelfunktion käme daher am besten mit dem Terminus Myxonephridium zum Ausdruck.

Geschlechtsfunktion. — Für die Erfüllung der Geschlechtsfunktion und der Fortpflanzung wirken mehrere Momente zusammen. Ausschlaggebend ist zunächst die Besiedlungsdichte. Bei einem so engen Zusammenleben wie bei der rasenbildenden und bei der steinbohrenden Rasse von *Phoronis hippocrepia* Wright sind die Bedingungen des Zusammentreffens der Geschlechts-Produkte günstige. Diese Formen sind Bewohner von Seichtwasser-Gebieten. Anders liegen die Verhältnisse bei der Schlick-Phoronis (*Phoronis mülleri* De Selys), wenn sie das Substrat in geringer Anzahl und in größeren Abständen besiedelt. Daß bei dieser Art keine Brutpflege ausgebildet ist, sondern daß die Eier direkt ins Wasser abgelegt werden, läßt sich vielleicht damit erklären, daß das Biotop am Meeresgrund ein Ruhigwasser-Gebiet ist.

Da sich *die Phoronis* in Aquarien bei entsprechender Pflege unschwer längere Zeit lebend erhalten läßt, können bezügliche Beobachtungen an Aquarien-Tieren als aussichtsvoll und erfolgreich bezeichnet werden. Nötig ist aber ein reichliches Material während der Geschlechts-Periode und eine genügend lange Beobachtungszeit. Es sei erinnert, daß selbst die Frage, *welche Phoronis-Arten* hermaphroditisch oder diözisch sind, noch als nicht sicher entschieden betrachtet werden kann.

Biozönosen. — Die Phoronis bewohnt wohl mit *einer Anzahl anderer Charakter-Tiere* gleiche Gebiete. Aber das Nebeneinander dieser Formen läßt keine gegenseitigen Beziehungen erkennen, wenn nicht etwa sessile Tiere einen gewissen Schutz bieten. Daher kann man hier nicht von einer eigentlichen Lebensgemeinschaft sprechen. In den Phoronis-Rasen des Hafens von Neapel finden sich *Ciona* und *kleine Actinen* angesiedelt. *Kleine Polychaeten und Ophiuriden* könnten sogar durch ihr Herumkriechen als Störenfriede der Ruhe beurteilt werden, wenn nicht eine Gewöhnung von seiten der Phoronis an die hierdurch gesetzten Reize zu beobachten wäre. Bemerkenswert ist die Vergesellschaftung der *Phoronis australis* B. Benham mit *Cerianthus*, und zwar in der Weise, daß sie sich außen um die Röhrenmündung in der Schleimmasse der Röhren ansiedelt. Im Gebiete von Helgoland bewohnen neben *Phoronis mülleri* De Selys-Longchamps nebst verschiedenen anderen Anneliden *eine Climenide* den blauen, zähen Schlick. Die letztgenannte Form wurde auch an dem Fundorte der *Phoronis Sabatieri* Roule 1889 im Étang bei Cette gefunden und hier als

Leiocephalus festgestellt. In den Konchilien-Schalen, welche von der gesteinsbohrenden Phoronis bewohnt werden, wird meist noch *Clione* beobachtet. Heute kann es als erwiesen gelten, daß die Phoronis nicht die *vom Bohrschwamm* geschaffenen Hohlräume bewohnt, sondern ihre Wohnröhren selbständig herstellt. Im Gebiete von Helgoland sind die alten, morsch gewordenen Austern-Schalen, welche von *Phoronis* bewohnt werden, häufig krustenförmig von *den Röhren von Polydora* — dort als Pimp bezeichnet — bedeckt. Ausführliche Listen der Phoronis-Biozönosen für die schwedische Westküste teilte G. Gustafson (1934) mit.

Feinde. Parasiten. — Die meisten der Untersucher *der Phoronis* beobachteten an den im Freien erbeuteten Tieren eine relativ große Zahl mit fehlender oder in Regeneration begriffener Tentakel-Krone. Diese Erscheinung kann vermutlich auf 2-fachem Wege zustande kommen. Bekanntlich autotomiert *die Phoronis* beim Halten in Aquarien ihr Vorderende, sobald die Lebensbedingungen ungünstig werden. Solches kann aber auch im freien Meere dadurch veranlaßt werden, wenn durch Anhäufung faulender Algen-Massen nach Stürmen das Bodenwasser verdorben wird. Eine andere Möglichkeit für den Verlust der Tentakel-Krone wäre durch Fische gegeben, die der Phoronis beim Suchen nach Nahrung das Vorderende abbeißen. Während es uns selbst schwer gelingt, mit einer Schere den aus der Wohnröhre herausgestreckten Tentakel-Apparat abzuschneiden, verfügen *Fische* über eine genügend rasche Innervation, um dies fertig zu bringen. Dafür sprechen Beobachtungen im Aquarium. Natürlich können außer Fischen *auch noch andere Tiere* sich in dieser Weise als Feinde der Phoronis betätigen.

Daß gelegentlich *Distomeen* in der Leibeshöhle *der Phoronis* parasitieren, wurde schon bei Besprechung der Leibeshöhlen-Flüssigkeit erwähnt. Ferner beobachtete De Selys-Longchamps in der Wand des Intestinums bei *Phoronis verschiedener Provenienz Gregarinen.* Er vermutet, daß die Infektion der Larven bereits während der Brutpflege im Lophophor erfolge.

Ökologie

Die Phoronis ist durchaus ein Bewohner des Meeres mit einem Salzgehalt von 21 bis 40‰. Das Vorkommen des Tieres im Étang de Thau im Mündungsgebiet der Rhone bei Cette, wo der Salzgehalt größeren Schwankungen unterworfen ist, und bei Sebastopol im Schwarzen Meer mit seinem niederen Salzgehalt, weisen auf eine ziemlich große Anpassungsfähigkeit hin. Nach den Angaben in der Literatur erweisen sich die Phoronidea als euryhaline und eurytherme Tier-Formen.

Geographische Verbreitung

Die Angaben in der Literatur über das Vorkommen der Phoronis beziehen sich auf Funde ihrer Larve allein oder ihrer Larve und des Volltieres oder nur des Volltieres. Die Mehrzahl der Fundorte sind in Küsten-Zonen Europas, vorwiegend durch die Forschungsarbeit biologischer Meeres-Stationen festgestellt worden. Dürftig sind dagegen unsere Kenntnisse über die Verbreitung des in Rede stehenden Tieres in außereuropäischen Meeres-Gebieten. Das Bild der Verbreitung von Phoronis, das sich zur Zeit gewinnen läßt, ist daher wahrscheinlich recht unvollständig (Figur 146). Manche Anzeichen sprechen dafür, daß es sich um einen Tier-Typus weiter Ausbreitung handelt. Wenn unsere Kenntnisse heute noch mangelhafte sind, so hängt das wohl mit der nicht leichten Auffindbarkeit dieser Tiere infolge ihrer Lebensführung in der Verborgenheit zusammen.

Als Biotop dient der Phoronis das Schelf-Gebiet von der Gezeiten-Zone bis zur Tiefe von etwa 50 Meter, wo entweder unmittelbar der Schlick- oder Sand-Grund oder *von den steinbohrenden Phoronis-Rassen* Mollusken-Gehäuse, auch Kalkfelsen besiedelt werden. Von den Besiedlungspunkten aus werden die Larven während ihrer ziemlich langen Schwärmzeit, schätzungsweise von einigen Wochen, durch den Küstenstrom weitergetragen. Auf diesem Wege bestehen daher Möglichkeiten für eine Ausbreitung entlang der Meeresküsten. In diesem Sinne könnte ein Zusammenhang zwischen der geographischen Verbreitung *der Hippocrepia-Gruppe* und dem Golfstrom bestehen.



Figur 146. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — Karte der geographischen Verbreitung der Phoronidea und deren Larven. Nach der Literatur und Museumsmaterial. (*1*) Bergen und Westküste Schwedens: *Phoronis mülleri* De Selys-Longchamps *und Actinotrocha branchiata* Joh. Müller; (*2*) Kiel: *Actinotrocha branchiata* Joh. Müller; (*3*) Helgoland: *Phoronis hippocrepia, gracilis und mülleri, Actinotrocha branchiata und pallida*; (*4*) S. Andrews: *Actinotrocha branchiata*; (*5*) Mary Island: *Phoronis ovalis* und Inchkeith: *Phoronis ovalis*; (*6*) Millport: *Actinotrocha branchiata*; (*7*) Tenby: *Phoronis hippocrepia*; (*8*) Ilfracombe: *Phoronis hippocrepia*; (*9*) Falmouth: *Phoronis hippocrepia*; (*10*) Plymouth: *Actinotrocha branchiata*; (*11*) Sheernes: *Phoronis hippocrepia*; (*12*) Roscoff: *Phoronis hippocrepia*; (*13*) Tatihou: *Phoronis hippocrepia*; (*14*) Wimereux: *Phoronis hippocrepia, ovalis und gracilis*; (*17*) Neapel und Lucrinosee: *Phoronis hippocrepia*; (*18*) Messina: *Phoronis hippocrepia und Actinotrocha hatscheki*; (*19*) Rosetta: *Phoronis mülleri*; (*20*) Sebastopol: *Phoronis euxinicola*; (*21*) Beaufort Harbor: *Phoronis architecta*; (*22*) Chesapeake Bay: *Actinotrocha branchiata*; (*23*) Vancouver: *Phoronis vancouverensis, Phoronopsis harmeri*; (*24*) Puget Sound und Humboldt Bay: *Phoronis pacifica*; (*25*) Montery Bay, Anaheim, Moro Bay und Balboa Bay: *Phoronis harmeri, Phoronopsis viridis und striata*; (*26*) Walfisch Bay: *Phoronis capensis*; (*27*) False Bay: *Phoronopsis capensis und albomaculata*; (*28*) Sidney, Port Jackson: *Phoronis australis*; (*29*) Philippinen: *Phoronis buskii*; (*30*) Misaki: *Phoronis australis und ijimai*; (*31*) Rovigno, Canale di Leme: *Phoronis mülleri und Actinotrocha hatscheki*; (*32*) Trieste: *Actinotrocha hatscheki*. (Original)

Für die Besiedlungsdichte scheint einerseits die Schwarmbildung der Larven und anderseits die ungeschlechtliche Vermehrung durch die Querteilung maßgebend zu sein. Die Verwandlung *der Actinotrocha* dürfte im freien Meere erst nach dem Absinken *der verwandlungsreifen und -bereiten Larven* erfolgen.

Das Vorkommen *der Actinotrocha* in einem Gebiet darf mit Recht als ein Anzeichen für das Vorhandensein *der Phoronis* verwertet werden, da jene sicher nicht auf große Strecken durch den Küstenstrom vertragen wird. Es bestehen aber zur Zeit noch Schwierigkeiten aus Mangel an ausreichenden Angaben und

Abbildungen der Larven für eine sichere Abgrenzung und Unterscheidung derselben und für die Feststellung ihrer Zugehörigkeit zu *bestimmten Phoronis-Arten*. Einzelne Stadien genügen für den Zweck nicht, nötig sind vielmehr möglichst vollständige Entwickelungs-Reihen von Larven.

Zur Demonstration der hier bestehenden Schwierigkeiten sei darauf hingewiesen, daß zum Beispiel E. D. Wilson (1881) für die Chesapeake Bay *2 Larven-Typen A und B* beschrieb, und daß Brooks & Cowles (1905) in Beaufort Harbor, dem Fundort von *Phoronis architecta* Andrews, ebenfalls *2 Larven-Formen* abbildeten, von welchen die Art B wie die Form von Wilson auf Grund des Vorhandenseins des kegelförmigen Sinnes-Organes am Kopfschild dem Kreise *Phoronis mülleri* De Selys zuzurechnen wäre. Auch Ikeda (1901) bildet mehrere Larven-Typen (*Typ A bis D*) ab, die wahrscheinlich nicht alle der Art *Phoronis ijimai* Oka (1887) angehören. Unter diesen würde sein Larven-Typus B ebenfalls der *Phoronis-mülleri-Gruppe* zugehören. Diese Beispiele sind deshalb lehrreich, weil sie zeigen, wie wichtig es ist, daß die Larven gut charakterisiert und gut beschrieben oder abgebildet sein müssen, wenn sie für die geographische Verbreitung der Phoronidea verwertbare Aufschlüsse liefern sollen. Auf Grund dieser Tatsachen läßt sich beispielsweise annehmen, daß der *Mülleri-Typus der Phoronis* seinen Lebensraum nicht nur im europäischen Nordsee- und Mittelmeer-Gebiet hat — (für letzteres liegt eine Angabe aus jüngster Zeit von A. Steuer 1934 für das Mündungsgebiet des Nils bei Rosetta und für den Canal di Leme (Istrien) im Adriatischen Meere vor) —, sondern auch an der atlantischen Küste von Nordamerika. Damit würde also dieser wohlcharakterisierte Typ dem Atlantischen Ozean angehören. Außerdem käme auf Grund der Larven-Funde, wie oben erwähnt, auch noch das Japanische Meer, also der Pazifische Ozean *für den genannten Typus* in Frage.

Wie aus der Karte mit den Fundort-Angaben hervorgeht, wurde *die Phoronis* in allen Ozeanen, mit Ausnahme des Indischen Ozeans, nachgewiesen. *Die Phoronis-Gattung mit spiralig eingerollten Lophophor-Armen* fand sich aber bisher nur im Pazifischen Ozean. Fundort-Angaben für die Arktis und Antarktis fehlen zur Zeit gänzlich.

Stammesgeschichte

Die Anschauungen über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Phoronis sind zugleich ein interessantes Stück Geschichte des Systems des Tierreiches. Fast jeder Untersucher der in Rede stehenden Tier-Gruppe hat ihre verwandtschaftliche Stellung zu begründen versucht. Am ausführlichsten befaßte sich mit dieser Frage De Selys-Longchamps in seinem Standardwerk über die Phoronis (1907). Die Einstellung der Autoren war bis zu einem gewissen Grad nach 2 Richtungen hin erfolgt. Nachdem *zuerst nur die Larve der Phoronis* die Aufmerksamkeit von Johannes Müller (1846) auf sich gelenkt hatte, stand ihr Bauplan in Frage. Der Entdecker selbst deutete *die Actinotrocha* als *ein Turbellar*. Agassiz (1858) glaubte Ähnlichkeiten mit *dem Pluteus* herauszufinden. Eine 2te Ära wurde damit eingeleitet, daß Johannes Müller (1850) als erster *eine eben verwandelte Phoronis* beobachtete. Man kann es verstehen, daß er den jungen Wurm auf Grund seiner äußeren Erscheinung für *einen Sipunculus* hielt. Inzwischen war aber durch Wright (1856) *die bis dahin noch nicht bekannt gewesene Phoronis* entdeckt worden, ohne daß jedoch gleich die Zusammengehörigkeit von *Larve und Volltier* erkannt wurde. Zur selben Auffassung wie Müller gelangten Claparède (1861), Schneider (1862) und Kowalewsky (1866). Letztgenannter Forscher konnte ebenfalls den Nachweis erbringen, *daß die Actinotrocha die Larve von Phoronis sei.* Damit war eine wichtige Tatsache ihrer Entwickelungsgeschichte aufgedeckt. Das Ergebnis der Forschung bis zur Entdeckung der Phoronis selbst spiegelt sich in der ziemlich allgemein vertretenen Beurteilung *der Actinotrocha als die Larve eines Gephyreen ab.*

Was nun die Einreihung der Phoronis in das System anlangt, so wollte ihr Entdecker Wright (1856) gemeinsame Züge mit der Organisation *der Anneliden, Bryozoen und Tunicaten* erkennen. Seinem Gefühle nach wäre das Tier am ehesten bei *den Gliederwürmern* einzureihen. In der Folge schwankten die Meinungen der Zoologen (Allman 1857, Beneden 1858, Dyster 1858, Leuckart 1857, Carus 1863) zwischen der einen Möglichkeit der Einordnung der Phoronis bei *den Gephyrea achaeta* und der anderen der Einstellung bei den *Byrozoa ectoprocta.* Die gleiche Auffassung machten sich dann später Benham (1889), Andrews (1890), Shipley (1890), Ehlers (1890), Oka (1895) und Perrier (1896) zu eigen.

Auf Mac Intosh (1881) geht der Versuch zurück, den Masterman (1897), allerdings auf nicht stichhaltigen Grundlagen, weiter auszubauen versuchte, *die Phoroniden mit den Enteropneusten oder Pterobranchier* in Beziehung zu bringen. In ähnlicher Richtung gehen die Gedankengänge von Schultz (1903) und Schepotieff (1906), die auf Anschauungen von Schimkiewitsch basieren.

Damit sind aber die Versuche, die verwandtschaftliche Stellung von Phoronis zu präzisieren, noch nicht erschöpft. Caldwell (1882) glaubte diese nicht allein *mit den Bryozoa*, sondern auch *mit den Brachiopoda* aufzeigen zu können, und seinen Anschauungen schloß sich Blochmann (1892) an.

Eine andere und erweiterte Zusammenfassung *der Phoroniden, Bryozoa ectoprocta und Brachiopoda* zum **Cladus der Tentaculata** vollzog Hatschek (1881, 1888). Dieser Auffassung folgten Korschelt & Heider in ihrem Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte (1893) und Heider (1928), sowie Grobben in Claus-Grobbens Lehrbuche der Zoologie.

Die obige Übersicht über die verwandtschaftliche und phyletische Beurteilung der Phoroniden sollte zeigen, in wie verschiedenartiger Richtung dieser Versuch unternommen worden ist, und daß sozusagen alle Möglichkeiten erschöpft zu sein scheinen. Wenn diese Frage immer noch ein nicht ganz befriedigend gelöstes Problem geblieben sei, hängt das damit zusammen, daß die Tatsachen, welche hierfür die Entwickelungsgeschichte und die Anatomie ergeben, zum Teil unsicherer Art sind, und daß zum anderen Teil manche wichtige Punkte noch der Aufklärung harren. Deshalb ist die Urteilsleitung vielfach nur gefühlsmäßig bedingt und noch manches ist künftiger Forschungsarbeit vorbehalten.

Phoronidea und **Gephyrea achaeta** oder **Sipunculida.** — Beiden Gruppen kommen zwar *Larven vom Typus der Trochophora* zu, aber die Sipunculus-Larve hat die bestimmten Charaktere einer *Anneliden-Trochophora*, gekennzeichnet durch die Bildung von Mesodermstreifen, die aus Urmesoderm-Zellen hervorgehen, während *die Actinotrocha* eine dem *Anneliden-Typus fremde Art der Mesodermbildung* aufweist, worauf bereits im Kapitel über Entwickelungsgeschichte hingewiesen wurde. Schon dieses Moment allein scheint ein genug schwerwiegendes dafür zu sein, engere verwandtschaftliche Beziehungen mit den Gephyrea achaeta auszuschließen.

Gemeinsame Züge der äußeren Erscheinung und Anatomie, wie zum Beispiel die Annäherung des Afters an den Mund *bei den Volltieren*, sind als Konvergenzerscheinungen zu bewerten. Diese Auffassung hinsichtlich der Lage des Afters wird dadurch gestützt, daß die Verlagerung der schon bei *der Larve des Sipunculus* vom Hinterende etwas nach der Dorsalseite verschobenen After-Öffnung durch ein stärkeres Wachstum der Ventral-Region der Hyposphaera, also auf eine ganz andere Weise wie bei Phoronis zustande kommt. Auch die Bildung des Tentakel-Apparates ist in beiden Fällen verschieden. *Das Volltier* des Sipunculus-Typus repräsentiert eine zölomatische, aber amere, *den Anneliden nahestehende* Wurm-Form, während dem Bauplan der Phoroniden 2 Zölom-Abteilungen zugrunde liegen.

Phoronis, Balanoglossus, Rhabdopleura und **Cephalodiscus.** — Als Mac Intosh (1881) an Beziehungen *zwischen Phoronis und Balanoglossus* dachte, waren die Kenntnisse über die Entwickelungsgeschichte beider Tier-Typen noch unzureichend, um ein solches Urteil begründen zu können. Eine bessere Grundlage schien hierfür durch Masterman (1897) beigebracht zu sein, wenn sich nicht seine Angaben als fehlerhafte Beobachtungen erwiesen und infolgedessen seine theoretischen Schlußfolgerungen ihren Halt verloren hätten. Der Versuch von Schultz (1904), nähere verwandtschaftliche Beziehungen mit *den Enteropneusten* zu dem Zweck aufzuweisen, um die Vereinigung der Phoronidea zusammen mit *Balanoglossus, Bryozoa ectoprocta, Cephalodiscus, Rhabdopleura, Echinoderma, Chaetognatha* und mit Zögern *auch mit Amphioxus* zu **den Triarticulata**

(nach Schimkewitsch) zu rechtfertigen, hat mit gewissen Einschränkungen durch das von Krumbach an dieser Stelle entworfene Bild von dem Unterstamm der Oligomera eine Stütze erhalten (Seite 7 bis 66).

Phoronis, Bryozoa ectoprocta und **Brachiopoda.** — Die Vereinigung dieser 3 Typen zum Cladus der Tentaculata ist auf Hatschek (1881) zurückzuführen. Zur Begründung dieser Auffassung, der wir uns anschließen, sollen Tatsachen aus der Entwickelungsgeschichte und der vergleichenden Anatomie herangezogen und durch Nebeneinanderstellung verwertet werden.

Phoronis:	***Bryozoa ectoprocta:***	***Brachiopoda:***
Mesoderm entsteht aus Mesenchym-Zellen durch Zusammenschluß zu einem Mesothel.	Mesoderm entsteht aus Mesenchym-Zellen durch Zusammenschluß zu einem Mesothel.	Mesoderm entsteht durch Enterozölbildung.

Allen 3 Typen ist der Mangel von Urmesoderm-Zellen eigen. Dieses Merkmal, wenn auch negativer Natur, ist doch wohl gewichtig. — Die Frage, welche Art der Entomesodermbildung innerhalb des Kreises der Tentaculata die ältere sei, ob jene durch Auswanderung von Zellen oder durch Abschnürung von Epithelsäckchen, kann hier nicht erörtert werden. Es sei nur kurz darauf hingewiesen, daß beide Bildungs-Arten im Tierreich frühzeitig nebeneinander auftreten. Auch besteht die Möglichkeit, wechselseitig die eine von der anderen abzuleiten. Im vorliegenden Falle ist das verbindende Moment von Bedeutung.

Das Ergebnis der Mesodermbildung sind bei *den Phoroniden* 2 Paar hintereinanderliegender Zölom-Kammern. *Bei den Phoronidea* und *Brachiopoda* zeigt dies unmittelbar die Entwickelungsgeschichte, *bei den Bryozoa* läßt sich dies nur auf dem Wege des anatomischen Vergleiches erkennen.

Bei den Phoroniden und Brachiopoden erfolgt der Verschluß des Blastoporus von hinten nach vorn, das heißt entlang der ventralen Mittellinie der Hyposphäre der späteren Larve. *Für die Bryozoen* fehlen bezügliche Beobachtungen. Der Urmund steht in Beziehung zum definitiven Mund, der After ist eine Neubildung.

Die Larven der 3 Bautypen besitzen die Merkmale der Trochophora, jedoch in jedem Falle mit bestimmten typuscharakteristischen *Modifikationen.*

Actinotrocha	***Cyphonautes***	***Argyope***
Trochophora:	Trochophora:	Trochophora:
Durch den umfangreichen Mund ist die Episphäre mit der Scheitelplatte zu dem Kopfschild ausgebildet. Der postorale Wimperkranz ist schief zur Körperachse gestellt. Larven-Nephridium ist vorhanden. Mesoderm entsteht durch Auswanderung von Mesenchym-Zellen.	Episphäre mit Scheitelplatte vorhanden, von zwei 3-eckigen Schalen geschützt. Larven-Nephridium nicht nachgewiesen. Mesoderm wird durch Mesenchym repräsentiert. Einbuchtung der ventralen Region der Hyposphäre in den übrigen Larven-Körper und Saugnapfbildung.	3-Teilung des Körpers durch quere Falten in Kopfschild, Mantel, Fuß. Obliteration des Urmundes. Larven-Nephridium nicht nachgewiesen. Mesoderm als Mesothelsäcke.
Metatrochophora:	Metatrochophora:	Metatrochophora:
Mesenchym bildet Mesothel in Form von 2 Paar Zölom-Säcken. Ausbildung der Larven-Tentakel. In der Ventralregion der Hyposphäre die Einstülpung des Metasoma-Divertikels. Anlage der Blutgefäße.	Mesothelbildung unterbleibt. Unterdrückung anderer Metatrochophoraeigenschaften.	Episphäre zum Kopfschild mit Scheitelplatte (Akron). In der Ventralregion der Hyposphäre Entstehung der Mantelfalte und des Stieles. Unterteilung des Mesothel-Sackes in 2 Paar Zölom-Kammern.

Actinotrocha	***Cyphonautes***	***Argyope***
Metamorphose:	Metamorphose:	Metamorphose:
Reduktion der Episphäre im Gebiete des Kopfschildes, Verlust der Larven-Tentakel. Ausstülpung des Metasoma-Divertikels. Verlagerung des Afters in die Mundnähe. Aktivierung der definitiven Tentakel zu einer Tentakel-Krone. Bergung des Metasomas in einer aus Sekret gebildeten Schutz- und Wohn-Röhre.	Festsetzung mit der eingebuchteten Ventralregion und dem Saugnapf. Geweblicher Abbau larvaler Organe bei Erhaltung der Leibeswand und Neubildung der Organe der Imago durch regenerative Vorgänge.	Festsetzung mit der Ventralregion der Hyposphäre (Stiel-Anlage), Aufklappen des Mantels, Bildung der Schalen und des Tentakel-Apparates.
Phoronidea	***Bryozoa***	***Brachiopoda***
Volltier:	Volltier:	Volltier:
Besteht aus: Prosoma mit dem Epistom (Akron) und der Region des Zerebralganglions.	Besteht aus: Prosoma mit dem Epistom (Akron) (*Phylactolaemata*) und der Region des Zerebralganglions. Bei *den Stelmatopoda* Epistom nicht vorhanden.	Besteht aus: Prosoma mit Epistom (Akron) und der Region des Zerebralganglions.
Mesosoma mit dem Munde und dem Tentakel-Apparat. Die Lophophorhöhle geht hervor aus dem 1ten vorderen Paar der Zölom-Säcke.	Mesosoma mit dem Mund und Tentakel-Apparat. Die Lophophorhöhle homolog einem 1ten Zölomsack-Paar.	Mesosoma mit dem Mund und dem Tentakel-Apparat. Die Lophophorhöhle geht aus 1 vorderen Abschnitt der Zölomsack-Anlage hervor.
Metasoma zurückführbar auf die ventrale Region der Hyposphäre der Larve, das ist auf das Metasomdivertikel mit der zugehörigen Leibeshöhle aus dem 2ten hinteren Zölomsack-Paar. Das Metasoma enthält den Organ-Komplex. Die Wohnröhre aus Sekret des Körper-Epithels gebildet. Festsitzende Lebensweise.	Metasoma geht vorwiegend aus der ventralen Region der Hyposphäre der Larve hervor. Die Metasomhöhle homolog einem 2ten Paar Zölom-Säcke. Sie enthält den Organ-Komplex. Außenskelett aus einer Chitinschicht des Körper-Epithels. Festsitzende Lebensweise.	Metasoma zurückführbar zum großen Teil auf die ventrale Hyposphäre der Larve. Ventraler Stiel. Die zugehörige Leibeshöhle entspricht einem 2ten hinteren Abschnitt der Zölomsack-Anlage. Das Metasoma enthält den Organ-Komplex. Ein dorsaler und ventraler Schutzschild (Schale) entsteht aus einer Chitinschicht des Körper-Epithels. Vorwiegend festsitzende Lebensweise.

Zusammenfassend ergibt sich aus obigem Vergleiche:

Das Mesoderm geht in keinem der 3 Typen aus Urmesoderm-Zellen hervor, sondern läßt sich auf das Prinzip der Enterozölbildung oder des Ausdrängens von Zellen des Entodermgebietes zurückführen. Es wird ein vorderes 1tes Paar von Zölom-Kammern angelegt, das die Grundlage der Körperhöhle für das Mesosoma ist und weiter ein hinteres 2tes Paar, das die Grundlage der Körperhöhle für das Metasoma darstellt. Allen 3 Tier-Typen kommen Larven vom Bau der Trochophora zu. An dieser ist die Ventralseite der Hyposphäre die aktive, das heißt die besonderer Differenzierung unterworfene Region, worauf die typusspezifischen Merkmale der Larve zurückzuführen sind. Das Volltier geht in jedem der 3 Fälle aus der Larve durch Verwandlung in der Weise hervor, daß der einfachere und zugleich phyletisch ältere Bauplan der Larven (Scoleciden-Typus) durch die Metamorphose auf die höhere Organisationsstufe des

Coelomaten-Typus gehoben wird. Das sind jene Grundmerkmale, auf welchen sich die Verwandtschaft zwischen *den Phoronidea, Bryozoa ectoprocta und Brachiopoda* begründen läßt.

Von diesen 3 Gruppen sind *die Phoronidea die wenigst differenzierten* und dürften daher ursprünglichere Bauverhältnisse repräsentieren. Manches spricht für eine nähere Beziehung zu *den Bryozoa*, speziell zu *den Phylactolaemata*. Vermutlich sind alle 3 Typen aus gemeinsamen Vorfahren hervorgegangen, und zwar vor jener Zeit, ehe es zur Ausbildung der Anneliden-Reihe gekommen war, die durch den abgeleiteten Bildungsmodus des Mesoderms aus Urmesoderm-Zellen und durch die determinierte Embryonalentwickelung gekennzeichnet ist und eine phyletische Reihe für sich darstellt. In der Abteilung der Bilateralia würden daher *die Phoronidea* eine Wurzel- und zugleich eine Mittelstellung am phyletischen Wege *der Enterocoelier* und der sich später abzweigenden Urmesoderm-Zeller einnehmen, mit welch letzteren sie die Einbeziehung des Protostoma in den definitiven Mund gemeinsam haben.

Klassifikation

Für die Unterscheidung der Phoronidea nach Gattungen und Arten lassen sich folgende Merkmale verwerten. Der Lophophor hat durch die Art der Anordnung der Tentakel bei den meisten bisher aufgefundenen und beschriebenen Phoronis-Arten in seinem Grundriß die Form eines Hufeisens. Aus diesem einfachen Zustand ist jener kompliziertere abzuleiten, bei welchem die Schenkel des Hufeisens, das sind die Lophophor-Arme, nach der Lophophor-Konkavität hin spiral eingerollt sind. Mit dieser Eigentümlichkeit steht im Zusammenhang die Vermehrung der Tentakel und ihre größere Länge. Das sind beides Momente, die durch die Größenzunahme der in Frage kommenden Arten verständlich werden. Die Zahl der Tentakel weist bei den einzelnen Arten eine größere Schwankungsbreite auf, was zum Teil durch das Alter oder durch Regenerationsvorgänge des Lophophors bedingt sein kann. Immerhin können die gefundenen Maximalzahlen von Tentakeln für die Unterscheidung herangezogen werden. In bezug auf die Tentakel-Krone ist festzustellen, ob die Neubildung von Tentakeln beiderseits der Medianebene nur auf der analen Seite des Mundes, das heißt also nur im Gebiete der inneren Tentakel-Reihe oder auch zugleich in der äußeren Tentakel-Reihe erfolgt. Die jüngsten Tentakel sind kürzer als die älteren. In der Mehrzahl der Fälle ist das Mesosoma vom Metasoma nur durch eine seichte Ringfurche abgesetzt. Eine schärfere Abgrenzung der beiden Körper-Abschnitte durch eine Ringfalte kommt nur der Gattung Phoronopsis zu. Die Länge des muskulösen Abschnittes des Metasomas im Vergleich zu jener seines bulbösen Endteiles ist ebenfalls zu beachten. Die relative Schwankung der Größenwerte des Durchmessers der Erythrozyten ist zum Teil durch das Entwickelungs- und Alters-Stadium bedingt, zum anderen Teil ergeben sich Differenzen bei Messungen an lebenden oder konservierten Objekten. — Zu den angeführten Eigenschaften, die durch Beobachtung des lebenden Tieres oder ohne präparatorische Maßnahmen an konservierten Exemplaren festgestellt werden können, kommen noch Merkmale, die nur an Schnittpräparaten zu ermitteln sind. Zu diesen Merkmalen gehört zum Beispiel die Zahl und der Grad der ungleich starken Entwickelung der Längsmuskelbänder und ihr numerisches Verhalten zu den durch die Ansatzstellen der Mesenterien an der Leibeswand erzeugten Abschnitten. Die von De Selys-Longchamps aufgestellte Formel der Muskelbänder bringt dies zur Anschauung. Wenn man die Angaben betreffend die Systematik der Phoroniden in der Gesamtheit überblickt, läßt sich eine gewisse Unsicherheit in der Verwertung der Merkmale zur Unterscheidung von Arten nicht verkennen und das kommt auch durch die Synonymik zum Ausdruck. Die Ursache hierfür ist wohl in dem Umstand zu suchen, daß den Phoroniden im allgemeinen nicht viele scharf ausgeprägte oder stark in die Augen fallende Merkmale zukommen. Bei ihren Larven ergibt sich in bezug auf deren Charakteristik und Unterscheidung die Schwierigkeit, daß *die Actinotrocha* während ihres relativ langen Larven-Lebens eine Aufdifferenzierung aus einfachen zu komplizierteren Bauverhältnissen durchmacht. *Larven verschiedener Phoronis-Spezies* lassen sich infolgedessen nur dann unterscheiden, wenn vollständige Entwickelungs-Reihen von Larven zur Verfügung stehen. Diese Voraussetzung ist aber bisher selten ganz erfüllt gewesen. Es ist auch bezeichnend für unsere Kenntnisse der Systematik der Phoroniden, daß *nicht für alle bisher beschriebenen Phoronis-Arten die zugehörigen Larven-Formen festgestellt* worden sind und daß anderseits *Larven beschrieben* sind, *für welche die Imago noch nicht gefunden wurden.*

Im Hinblick auf die Verbreitung *des Hippocrepia-Typus* über das weite Gebiet des Atlantischen Ozeans wäre eine neuerliche eingehendere Untersuchung und ein Vergleich aller zu diesem Kreis gezählten Arten von besonderem Interesse in bezug auf

die Frage des Art- und Rassen-Wertes gerade an einer so altertümlichen Formen-Gruppe, wie es die Phoroniden sind.

Das im folgenden aufgestellte Einteilungsprinzip soll nur als ein Provisorium betrachtet werden.

Klasse: Tentaculata

1. Ordnung: PHORONIDEA

I. Gattung: PHORONIS. Die Tentakel-Krone ist nur durch eine seichte Ringfurche vom Metasoma abgegrenzt.

(A) Der Lophophor ist einfach hufeisenförmig.

(a) Der Tentakel-Kranz besitzt nur eine Zuwachsstelle in der Mittellinie der oralen Seite.

1. ***Phoronis hippocrepia*** Wright 1856 (Figur 1, 82 bis 87). Synonym nach De Selys-Longchamps 1907 *Phoronis ijmai* Oka 1887, *Phoronis kowalewskyi* Benham 1889, *Phoronis caespitosa* Cori 1889, *Phoronis sabatieri* Roule 1889, *Phoronis psammophila* Cori 1889.

Rasse A ist steinbohrend und bewohnt leere, morsch gewordene Konchilien-Schalen (Pecten jacobaeus und maximus, Ostrea, Venus verrucosa) oder Kalksteine, ja auch Beton.

Rasse B siedelt sich auf fester Unterlage oder in sandigem oder schlammigem Boden an, wobei sich die Röhren, horizontal gelagert, zu rasenartigen Stücken verflechten oder netzartig miteinander verkleben können.

Bei beiden Rassen kommt es also zum mehr oder weniger engen Zusammenwohnen zahlreicher Tiere. Das Biotop ist die Gezeiten-Region. Die Wohnröhre ist ein durchsichtiger Sekretschlauch, der *bei der Rasse A* die Bohrgänge auskleidet. *Bei der Rasse B* bekleben sich die Wohnröhren mit Sandkörnchen und anderen kleineren Hartkörpern des Substrates oder sie haben einen braun gefärbten Überzug aus Mulm oder Schlamm oder aus zerfallenen Exkrementen. Die Länge der Röhren beträgt 50 Millimeter und mehr, ihr Durchmesser 1 Millimeter. Die Tiere selbst erscheinen blaß fleischfarben. Die rot gefärbten Blutgefäße schimmern durch die Leibeswand hindurch. Die ganz kurzen Lophophor-Arme sind gegen die Lophophor-Konkavität leicht eingebogen, so daß sie diesen Raum, der der Brutpflege der Ei-Gelege dient, abgrenzen. Lophophor-Organe sind voll ausgebildet, wenn keine Brutpflege stattfindet. Die Zahl der Tentakel beträgt 60 bis 130; sie erreichen eine Länge bis zu 2 Millimeter. Die After-Papille ist nur schwach ausgebildet. Der hier nur linksseitig vorhandene Längsnerv stellt sich beim lebenden Tier als ein geschlängeltes Band in der Region von den Nieren durch die halbe Länge des Tieres dar. Das Lateralgefäß erscheint in seiner ganzen Ausdehnung mit Blindgefäßen besetzt. Der Durchmesser der Erythrozyten schwankt zwischen 8 bis 12μ. Die Zahl der Längsmuskelbänder beträgt 30 bis 40 nach der De Selys-Longchampschen Formel: $\frac{9}{4}\Big|\frac{13}{5}$ und $\frac{12}{6}\Big|\frac{13}{7}$. — *Die zugehörige Actinotrocha* wurde unter der Bezeichnung *Actinotrocha sabatieri* Roule (1896 und 1900) (Figur 28) oder als *Actinotrocha hatschekii* beschrieben und besitzt im voll entwickelten Zustand 16 Tentakel. — Fundorte: Ilfracombe, Tenby, Falmouth, Sheernes, Roscoff, Tatihou, Wimereux, Ostende, Cette, Neapel, Lucrino-See, Pantano bei Messina.

2. ***Phoronis gracilis*** P. J. van Beneden 1858. Synonyme: *Crepina gracilis* P. J. van Beneden 1858. Bisher nur vom Entdecker im Gebiet von Ostende und von De Selys-Longchamps bei Helgoland gefunden. Diese Art treibt, so wie die vorhergenannte, Bohrgänge in leere Austern-Schalen. Die Länge der Wohnröhren und der Tiere schwankt zwischen 10 und 20 Millimeter. Der Durchmesser der Röhren mißt 0,25 bis 0,30 Millimeter. Die Tiere sind nicht pigmentiert und erscheinen in einem blassen, graugelben Farbenton. Die Zahl der 1 Millimeter langen Tentakel beträgt 50 bis 80. Lophophor-Organe wurden bei dieser Art bis jetzt nicht beobachtet. Sehr charakteristisch für *Phoronis gracilis* sind stäbchenförmige Sekretballen von Drüsen-Zellen der Leibeswand, besonders des vordersten Abschnittes des Metasomas; weniger zahlreich sind diese Drüsen-Zellen im Epithel der Tentakel und des Lophophors (Figur 98). Der Lateralnerv ist nur auf der linken Seite entlang der Ansatzstelle des Lateralmesenteriums

an der Leibeswand ausgebildet. Die Längsmuskulatur des Metasomas setzt sich aus 34 Bändern zusammen nach der Formel: $\frac{12}{6}\big|\frac{10}{6}$. Das Lateralgefäß ist auch in seiner ganzen Länge mit Gefäß-Zöka besetzt. Die Erythrozyten haben einen Durchmesser von 7 bis 8 μ. Über die Geschlechts-Periode und Geschlechts-Produkte liegen keine Beobachtungen vor. Auch die zugehörige Actinotrocha ist unbekannt.

3. ***Phoronis ovalis*** Wright 1856 (Figur 84). Auch diese Spezies wurde außer durch den Entdecker Wright nur noch einmal durch Harmer 1917 beobachtet. Es handelt sich *ebenfalls um eine steinbohrende Form.* Die Wohnröhren können in diesem Falle durch Scheidewände untergeteilt sein, welche Erscheinung mit der Fähigkeit der ungeschlechtlichen Vermehrung durch Querteilung im Zusammenhang steht (Figur 143). Die Länge der Tiere beträgt bis 6 Millimeter und die Zahl der Tentakel nur 22. Nicht allein durch diese letztgenannten Merkmale ist die Spezies *ovalis* gut charakterisiert, sondern auch noch dadurch, daß der bulböse Endabschnitt des Metasomas so lang ist wie der muskulöse Teil, der 30 fast gleich stark ausgebildete Längsmuskelbänder aufweist. Von besonderem Interesse ist im vorliegenden Falle die Eigentümlichkeit, daß der muskulöse Teil des Leibes in die Leibeshöhle des bulbösen eingezogen werden kann, ähnlich wie *das bei den Bryozoa ectoprocta* der Fall ist (Figur 144, 145). *Phoronis ovalis* ist möglicherweise diözisch. *Die zugehörige Larve* ist nach der Annahme S. F. Harmer (1917) die *Actinotrocha pallida* A. Schneider 1862 (Figur 147). Bei dieser Larven-Form wurden 12 Tentakel beobachtet; sie besitzt nur ein unpaariges Leber-Divertikel und nur eine Bildungsstätte für Erythrozyten. — Fundorte: Inchkeith, Mary Island, Ostende, Helgoland.



Figur 147. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Actinotrocha pallida* von Helgoland. (Original)

4. ***Phoronis euxinocola*** De Selys-Longchamps 1907. Diese bei Sebastopol vorkommende Form hat bisher noch keine eingehendere Bearbeitung und Beschreibung gefunden. E. Schultz (1897) hat die Bildung des Mesoderms an der im gleichen Gebiet vorkommenden Actinotrocha studiert. Letztere hat De Selys-Longchamps (1907) als *Actinotrocha metschnikoffi* benannt und sozusagen als Typus der im Mittelmeer-Gebiet beobachteten *Phoronis-Larve* hingestellt.

5. ***Phoronis architecta*** Andrews 1890 (Figur 88). Sie legt so wie *die Rasse B von Phoronis hippocrepia* Wright ihre Wohnröhren an der Oberfläche von sandigem Substrat an und bildet individuenreiche Ansiedlungen. Ihre bis 130 Millimeter lang werdenden Röhren sind außen mit Sandkörnchen beklebt, welche nach dem Ausspruch von Brooks & Cowles (1905) den Eindruck machen, als wären sie ausgewählt. Die Länge der Tiere beträgt bis 50 Millimeter. Der Lophophor mißt 1,5 Millimeter. Die Zahl der Tentakel bewegt sich um 100. Lophophor-Organe wurden *bei Individuen mit entwickelten Hoden* gefunden und könnten nach der Ansicht der beiden Forscher als Receptacula seminis funktionieren. Neben einem linksseitigen Lateralnerv ist auch ein rudimentärer auf der rechten Seite vorhanden. Die Längsmuskelbänder können nach den Formeln: $\frac{13}{7}\big|\frac{12}{6} = 38$, $\frac{13}{4}\big|\frac{13}{6} = 36$ und $\frac{13}{9}\big|\frac{16}{5} = 43$ verteilt sein. Das Nephrostoma steht einerseits mit der Rektalkammer und anderseits mit der Lateralkammer des Zöloms in Verbindung. Auch diese Art zeigt *die Charaktere der Hippocrepia-Gruppe.* Die in der Literatur vorhandenen Angaben ermöglichen jedoch nicht eine genügend scharfe Abgrenzung dieser Art. W. K. Brooks & R. P. Cowles (1905) bilden 2 Actinotrocha aus dem Wohngebiet dieser Art ab. Die eine Larven-Form besitzt das für den Mülleri-Typus charakteristische Sinnes-Organ am Kopfschirm. — Fundorte: Beaufort Harbor N. C.

6. ***Phoronis vancouverensis*** H. L. M. Pixel 1912. Auch diese Form gehört *zum Kreise der Hippocrepia-Gruppe*, jedoch als eine gut abgrenzbare Art. Sie bildet rasenförmige Kolonien von 5 und mehr Zentimeter Durchmesser an überhängenden Felsen aus kalkigem Sandstein in der Niedrigwasserlinie. Dabei verflechten sich die Individuen mit ihren braun gefärbten Röhren. Die Totallänge der farblosen Tiere beträgt bis 40 Millimeter, davon entfallen auf die Tentakel 2 bis 3 Millimeter. Im Bereiche der Tentakel und des Lophophors sind weiße Flecken festzustellen, die durch die Anreicherung von kleinen Granula im Körper-Epithel verursacht werden. Diese Pigmentgranula entstehen im Vasoperitonealgewebe. Die Tentakel-Krone wird von 70 bis 100 Tentakeln gebildet. Lophophor-Organe wurden von Gilchrist in der Zeit der beginnenden Geschlechts-

Periode gefunden. Als ein charakteristisches Merkmal der Art kann der rechts und links vorhandene Längsnerv betrachtet werden. Die Längsmuskelbänder sind in der Zahl von 60 vorhanden, also in größerer Zahl als *bei anderen Vertretern der Hippocrepia-Gruppe.* Alle Muskelbänder sind fast gleich stark entwickelt und nach der Formel $\frac{24}{7}\Big|\frac{16}{13}$ verteilt. Die Erythrozyten messen im Durchmesser 8 bis $10\,\mu$. Im Vormagen ist ein breites Band von kubischen Wimper-Zellen entlang der dorsalen Mittellinie des Darmes entwickelt. — Fundort: Departure Bay (Vancouver).

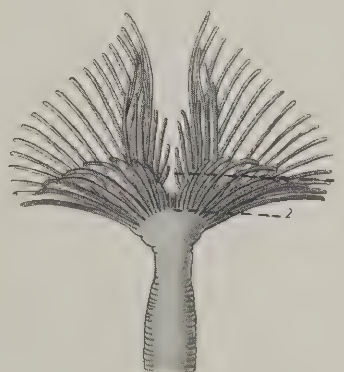
7. ***Phoronis capensis*** Gilchrist (1907). Die bis 21 Millimeter lang werdenden Tiere bewohnen Röhren, die aus der eigentlichen, braun gefärbten Sekretröhre und aus mit dieser verklebten Sandkörnchen bestehen. Das Wohngebiet ist mit Sand untermischter Schlammgrund, auch wurden kleine Kolonien zwischen den Wohnröhren anderer Tiere oder zwischen Kalkalgen in etwa 8 Meter Tiefe angesiedelt gefunden. Im Leben erscheinen die Tiere farblos und sind recht transparent. Ihre Tentakel-Krone setzt sich aus 90 Tentakeln zusammen. Ein Längsnerv ist nur linksseitig entwickelt, ebenso ist die Längsmuskulatur links stärker ausgebildet und besteht aus 32 Muskelbändern nach der Formel $\frac{12}{4}\Big|\frac{12}{4}$. Das Nephrostom öffnet sich mit einem größeren Anteil in die Rektalkammer und mit einem kleineren in die Lateralkammer. Die zugehörige Larven-Form wurde nicht festgestellt. Der Entdecker bezeichnet als *nächstverwandte Art Phoronis hippocrepia* Wright, doch hebt er ausdrücklich hervor, daß es sich bei Phoronis capensis um eine neue Art handle.

(b) Der Tentakel-Kranz besitzt eine orale und eine anale Zuwachsstelle für neue Tentakel.

8. ***Phoronis mülleri*** De Selys-Longchamps 1902. Diese Form bewohnt das Ruhigwasser-Gebiet von Schlickgründen in solcher Weise, daß die Wohnröhren mehr oder weniger senkrecht im Substrat versenkt sind. Die Besiedlungsdichte dürfte keine große sein. Diese, von anderen Phoronis-Arten abweichende Lebensweise scheint sich auch in bezug auf die Organisation und Biologie der in Rede stehenden Art ausgewirkt zu haben.



Figur 148. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis mülleri* De Selys-Longchamps: *in der Wohnröhre,* welche vom umhüllenden Schlick befreit wurde und mit Sandkörnchen beklebt erscheint. (Original)



Figur 149. Vermes oligomera: Phoronidea. — *Phoronis mülleri* De Selys-Longchamps: *Tentakel-Krone,* in der Ansicht von der Analseite. (*1*) Zuwachsstelle der Tentakel an der Analseite und (*2*) an der Oralseite. (Original)

Die 50 bis 80 Millimeter langen Wohnröhren sind außen mit Sandkörnchen bekleidet und von verfestigtem Schlick überzogen (Figur 148). Das Hinterende der Röhre ist im Vergleich zum Vorderende etwas verdickt und zeigt ein abgerundetes Ende mit einer kleinen Öffnung. Die Länge der Tiere beträgt bis 80 Millimeter, die Dicke 1 Millimeter. Das artcharakteristische Merkmal betrifft die Tentakelkrone in bezug auf die 2 Zuwachsstellen neuer Tentakel. Nebst der normalen Bildungsstelle von Tentakeln an der Analseite des Mundes zu beiden Seiten der Medianebene entstehen bei Phoronis mülleri neue Tentakel auch innerhalb der äußeren Tentakel-Reihe rechts und links von der Symmetrie-Ebene, also an der oralen Seite des Tieres. Dadurch erhält die Tentakel-Krone eine scharf

ausgeprägte und besondere Form und erscheint in eine rechte und linke Hälfte geteilt (Figur 149). An den Enden der Lophophor-Arme befinden sich die längsten Tentakel und von hier aus werden sie in beiden Reihen gegen die Mitte zu immer kürzer. Ihre Zahl beträgt bis 60. Die längsten messen 1 Millimeter bei $30\,\mu$ Dicke. In gleicher Weise wachsen auch bei der dieser Art zugehörigen *Actinotrocha branchiata* an der dorsalen und ventralen Seite neue Tentakel zu. Lophophor-Organe kommen dieser Art zu. Das ist insofern eine bemerkenswerte und noch näher zu untersuchende Erscheinung, weil im vorliegenden Falle keine Brutpflege stattfindet, während bei den meisten anderen Phoronis-Arten ein Zusammenhang zwischen diesen Organen und der Geschlechtsfunktion zu bestehen scheint. Am lebenden Objekte läßt sich im Gebiete des Lophophors und an den basalen Abschnitten der Tentakel eine deutliche Rotfärbung feststellen, die durch feinste Pigmentgranula in den Zellen des Körper-Epithels bewirkt wird. Auch das Epithel des Ösophagus ist pigmentiert. Ähnlich wie *bei anderen Phoronis-Spezies* erscheinen im vorliegenden Falle die Tentakel durch Amöbozyten, die Eigenschaften von Pigment-Zellen angenommen haben und in der Tentakel-Höhle liegen, im auffallenden Lichte gelbweiß gefleckt. Der Lateralnerv ist nur linksseitig vorhanden. Die Längsmuskulatur setzt sich aus 24 Muskelbändern nach der Formel $\frac{9}{3}\Big|\frac{9}{3}$ zusammen, die linksseitig stärker entwickelt sind. Arteigen ist die Beschränkung der Gefäß-Zöka des Lateralgefäßes auf die Region der Endampulle des Metasomas. Die Erythrozyten haben einen Durchmesser von 8 bis $12\,\mu$. Jeder Nephridienschlauch hat nur 1 Trichter (Figur 116). Phoronis mülleri legt ihre Eier direkt ins Wasser ab, die sich dann außerhalb des mütterlichen Tieres zur *Actinotrocha branchiata* Joh. Müller (1846) entwickeln. Die weite Verbreitung dieser Larve läßt auch auf das weite Vorkommen der Imago schließen. Die Actinotrocha branchiata erreicht eine Länge bis 2 Millimeter und entwickelt 24 bis 30 Tentakel. Ein charakteristisches Merkmal dieser Larve ist eine Einbuchtung der Mitte des Schirmrandes oder des präoralen Wimperkranzes und ein höckerartiges Sinnes-Organ am Schirm zwischen der Scheitelplatte und dem Rande des Schirmes (Figur 134). — Fundorte: Helgoland, Westküste Schwedens, Canale di Leme (Istrien), Trieste, Rosetta an der Nil-Mündung.

(B) Die Lophophor-Arme sind gegen die Lophophor-Konkavität hin spiral eingerollt.

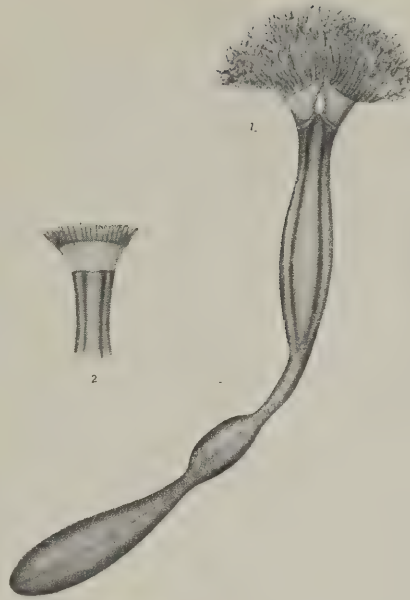
9. ***Phoronis pacifica*** H. B. Torrey 1901. Das Biotop ist Sand und Schlammgrund der Gezeiten-Region. Die Tiere erreichen eine Länge bis 90 Millimeter, wovon 2,5 bis 4 Millimeter auf die Länge der Tentakel kommt. Ihre Wohnröhren sind außen mit Sandkörnchen tapeziert. Die spiralig eingerollten Lophophor-Arme beschreiben $1^1/_2$ bis 2 Touren. Die Zahl der Tentakel beträgt 170 bis 200. Lophophor-Organe wurden in wechselnder Gestalt und Größe angetroffen. Je 1 Längsnerv ist auf der linken und rechten Körperhälfte vorhanden, rechts jedoch schwächer entwickelt. Die Längsmuskulatur setzt sich aus 80 sehr hohen Längsmuskelbändern zusammen. Diese Art ist möglicherweise getrenntgeschlechtlich. — Fundorte: Puget Sound, Humboldt Bay (Kalifornien).

10. ***Phoronis australis*** Haswell 1882 (Figur 2). Diese Art lebt in Raumgemeinschaft *mit Cerianthus* in der Weise, daß sie in dem aus dem Meeresgrund ragenden Mündungsstück seiner Schleimröhren eingegraben ist. Die in der Lophophor-Region purpurfarbigen Tiere erreichen die Länge bis 127 Millimeter mit einem Durchmesser von 4 Millimeter an der dicksten Stelle. Ihre Tentakel-Krone weist mehrere 100 Tentakel auf. Längsnervenstämme sind 2 vorhanden. Das Nieren-Organ mit 2 Trichtern kommuniziert mit der Lateral- und Rektalkammer (Figur 118). Der mit der ersteren in Verbindung stehende Trichter ist sehr lang. Längsmuskelbänder sind 47 nach der Verteilungsformel $\frac{20}{4}\Big|\frac{17}{6}$ vorhanden. Besonders gut ist bei dieser Art die After-Papille ausgebildet. — Fundorte: Port Jackson (Australien), Misaki (Japan).

11. ***Phoronis buskii*** Mac Intosh (1888) wurde im sandigen Grunde gefunden (Figur 150). Die Länge der Tiere beträgt bis 52 Millimeter, ihr Durchmesser in der vorderen Körper-Region 2 Millimeter, im Ampullen-Abschnitt 4 Millimeter. Die Tentakel erreichen eine Länge von 6 bis 7 Millimeter. An der Längsmuskulatur lassen sich 78 nahezu gleich stark entwickelte, niedrige, aber breite Muskelbänder feststellen; ihre Anordnung erfolgt nach der Formel $\frac{27}{10}\Big|\frac{22}{19}$. W. B. Benham *vermutet,* daß *Phoronis buskii identisch mit Phoronis australis* sei. — Fundort: Philippinen.

2. Gattung: PHORONOPSIS (Gilchrist 1907). Die Tentakel-Krone ist durch eine Ringfalte vom Metasoma abgegrenzt.

12. ***Phoronopsis albomaculata*** J. D. F. Gilchrist 1907. Die Röhren sind mit Sandkörnchen beklebt und verkitten sich mit dem Substrat; sie erreichen eine Länge bis 30 Millimeter. Die Tiere selbst werden bis 18 Millimeter lang und sind gelblich gefärbt. Der Name der vorliegenden Spezies bezieht sich auf zahlreiche Flecken der Tentakel, die durch Pigment-Zellen in der Tentakel-Höhle bewirkt werden. Die Zahl der Tentakel beträgt bis 126; der einzelne Tentakel hat eine Länge von 3 Millimeter. Lophophor-Organe sind vorhanden. Der Gattungscharakter wird durch eine Ringfalte der Leibeswand zwischen Lophophor und Körper bestimmt. Der Längsnerv ist nur linksseitig vorhanden. Die Längsmuskelbänder erreichen die Zahl von 94, sind deutlich asymmetrisch entwickelt und nach der Formel $\frac{32}{18}\Big|\frac{30}{14}$ verteilt. Es sind 1 Paar Nieren vorhanden, deren Trichter sich in die Lateralkammer öffnet. *Die zugehörige Larve ist nicht bekannt.* — Fundort: False Bay (Kapland).



Figur 150. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronis buskii* Mac Intosh. (*1*) Ansicht des ganzen Tieres von der Analseite; (*2*) von der Oralseite der Tentakel-Krone. $2^1/_2$-fache Vergrößerung. (Nach W. C. Mac Intosh 1888)

13. ***Phoronopsis harmeri*** H. L. M. Pixel 1912 (Figur 151). Ihre Wohnröhren von 100 bis 150 Millimeter Länge und 3 bis 4 Millimeter Durchmesser sind in vertikaler Lage im Sandgrund nahe der Niedrigwassergrenze eingebettet. Außen sind sie mit Sandkörnchen bedeckt. Das lebende Tier ist im Gebiet des Lophophors blaß grünlich gefärbt, die Ampullen dagegen braunrot. Die Tentakelkrone erscheint weiß gefleckt. Bei einem 147 Millimeter langen Exemplar — die durchschnittliche Länge beträgt 100 Millimeter — kamen 65 Millimeter auf das Ampullenende. Es ist also erheblich länger als *bei den meisten anderen Phoronis-Arten.* Die Tentakel erreichen eine Länge von 3 bis 4 Millimeter, ihre Zahl schwankt zwischen 200 bis 230. Die für die Gattung Phoronopsis charakteristische Ringfalte umgreift auch hier die Basis des Lophophors. Lophophor-Organe wurden beobachtet und sind mit den Nierenporen durch eine Rinne verbunden. In der Basalmembran der Leibeswand lassen sich zahlreiche kleine Zellen, welche in der strukturlosen Matrix eingebettet sind, nachweisen. Zum Unterschied von den meisten anderen bisher beschriebenen Phoronis-Arten ist bei der vorliegenden Form die Längsmuskulatur besonders stark ausgebildet. Die Muskelfahnen erreichen, am Querschnitt betrachtet, nicht allein eine größere Höhe, sondern sie sind auch zahlreicher. Ihr Zahl beträgt bis 126 nach der Formel $\frac{41}{23}\Big|\frac{42}{20}$. Obwohl die Längsmuskulatur in der linken Körper-Region stärker ausgebildet ist, tritt die Muskel-Asymmetrie nicht auffällig hervor. Von Mesenterien sind nur das Hauptmesenterium und 2 Lateralmesenterien vorhanden. Der Längsnerv ist auch hier auf der linken Seite allein entwickelt und reicht bis nahe an die Ampulle. Die Blutkörperchen haben einen Durchmesser von 10 bis 12 μ. Das Nephridium setzt sich mittels eines Trichters sowohl mit der oralen als auch mit der analen Zölom-Kammer



Figur 151. VERMES OLIGOMERA: PHORONIDEA. — *Phoronopsis harmeri* H. L. Pixel: *das Vorderende*, von der Analseite aus gesehen. (*C*) die charakteristische Ringfalte, welche den Lophophor im ganzen Umfange umgreift. (Nach H. L. Pixel 1912)

in Verbindung, wodurch eine gewisse 2-Teilung desselben bewirkt wird. — Fundort: Nanaimo (Vancouver).

14. ***Phoronopsis viridis*** W. A. Hilton (1930). Die Wohnröhre ist etwa 20 Zentimeter (!) lang und außen mit Sandkörnchen beklebt. Die Tiere, die ungefähr so lang wie die Wohnröhren sind, erscheinen besonders im Bereich der Tentakel-Krone lichtgrün gefärbt. Die Lophophor-Arme sind ein wenig nach der Lophophor-Konkavität eingerollt, also deuten eine spiralige Drehung an. Die Zahl der Tentakel beträgt annähernd 300, jeder Tentakel wird bis 3 Millimeter lang. Die der Gattung Phoronopsis eigentümliche Falte an der Grenze zwischen Lophophor und Metasoma ist auch hier festzustellen. Lophophor-Organe wurden beobachtet. Ein Längsnerv ist nur linksseitig vorhanden. Die Formel der Längsmuskelbänder ist $\frac{45}{18}\Big|\frac{46}{20} = 129$. Die Erythrozyten messen 6 μ im Durchmesser. — Fundort: Moro Bay, Elk Horn (Kalifornien).

15. ***Phoronopsis striata*** W. A. Hilton (1930). Die Wohnröhren sind außen mit Sandkörnchen überzogen und werden 50 bis 80 Millimeter lang. Die Farbe der Tiere ist fleischfarben und an der Basis der Tentakel ist ein breites grünes Band charakteristisch. Auch in diesem Fall sind die Lophophor-Arme leicht eingerollt. Die Zahl der Tentakel beträgt bis 190. Die Falte an der Basis der Tentakel-Krone ist hier nur seicht. Im vorliegenden Fall ist der Längsnerv auf der rechten Seite vorhanden, während der linke verkürzt ist. Die Erythrozyten haben einen Durchmesser von 10 μ. Die Formel der Längsmuskelbänder ist $\frac{40}{25}\Big|\frac{32}{20} = 117$. — Fundorte: Balboa-Bay, Anaheim-Bay (Kalifornien).

* * *

Bereits im Abschnitt über die Entwickelungsgeschichte wurde darauf hingewiesen, *daß in der Literatur Phoronis-Larven beschrieben worden sind, deren Zugehörigkeit zu bestimmten Phoronis-Arten bisher entweder noch nicht festgestellt werden konnte oder unsicher ist.* De Selys-Longchamps (1907) hat in seinem Phoronis-Werk eine Übersicht dieser Larven gegeben und viele von ihnen sogar abgebildet.

Literatur

Literatur über die Ordnung Phoronidea

Johannes Müller (1846) Bericht über einige neue Thierformen der Nordsee. *Archiv für Anatomie und Physiologie, Seite 101.* — Erste Beschreibung der Actinotrocha.

Johannes Müller (1847) Fortsetzung des Berichts über einige neue Tierformen der Nordsee. *Archiv für Anatomie und Physiologie, Seite 157.*

R. Wagener (1847) Über den Bau der Actinotrocha branchiata. *Archiv für Anatomie und Physiologie, Seite 202.*

Carl Gegenbaur (1854) Bemerkungen über Pilidium gyrans, Actinotrocha branchiata und Appendicularia. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 5, Seite 344.*

Str. Wright (1856) Description of two Tubicolar Animals. *New Philosophical Journal (Edinburgh).* — Erste Beschreibung der Phoronis.

Str. Wright (1856) Phoronis hippocrepia. *Proceedings of the Royal Physical Society of Edinburgh.*

August Krohn (1857) Métamorphose de l'Actinotroque. *Tageblatt Bonner Naturforscherversammlung, Seite 52.*

P. J. van Beneden (1858) Note sur un Annélide céphalobranche sans soies, désigné sous le nom de Crepina. *Bulletins de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres, et des Beaux-Arts de Belgique (2), Tome 5, Nummer 12.* Auch in: *Annales des Sciences naturelles (4), Tome 10, Seite 11.*

S. Cobbold (1858) On a probably new species or form of Actinotrocha. *The Quarterly Journal of Microscopical Science, Volume 6, Seite 50.*

F. D. Dyster (1858) Notes on Phoronis hippocrepia. *The Transactions of the Linnean Society of London, Second series, Volume 22, Seite 251.*

A. Krohn (1858) Über Pilidium und Actinotrocha. *Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Anatomische Abteilung, Seite 289.*

VIERTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Progoneata — Chilopoda — Insecta 1

1930. Quart. Mit 945 Figuren. XVI, 892 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 96.—, in Halbleder gebunden Rm. 105.—

VIERTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Insecta 2

1. Lieferung: Bogen 57—65 (S. 893—1036). 1933. Subskriptionspreis Rm. 18.—
2. Lieferung: Bogen 66—71 (S. 1037—1132). 1934. Subskriptionspreis Rm. 12.—
3. Lieferung: Bogen 72—78 (S. 1133—1244). 1935. Subskriptionspreis Rm. 14.—
4. Lieferung: Bogen 79—84 (S. 1245—1340). 1935. Subskriptionspreis Rm. 12.—
5. Lieferung: Bogen 85—90 (S. 1341—1436). 1935. Subskriptionspreis Rm. 12.—
6. Lieferung: Bogen 91—97 (S. 1437—1548). 1936. Subskriptionspreis Rm. 14.—
7. Lieferung: Bogen 98—103 (S. 1549—1644). 1936. Subskriptionspreis Rm. 12.—
8. Lieferung: Bogen 104—110 (S. 1645—1756). 1936. Subskriptionspreis Rm. 14.—
9. Lieferung: Bogen 111—118 (S. 1757—1884). 1936. Subskriptionspreis Rm. 16.—
10. Lieferung: Bogen 119—124 (S. 1885—1980). 1936. Subskriptionspreis Rm. 12.—

FÜNFTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Solenogastres — Mollusca — Echinoderma

1. Lieferung: Bogen 1— 6 (S. 1— 96). 1925. Subskriptionspreis Rm. 10.—
2. Lieferung: Bogen 7—11 (S. 97—176). 1926. Subskriptionspreis Rm. 8.40
3. Lieferung: Bogen 12—16 (S. 177—256). 1926. Subskriptionspreis Rm. 8.—

FÜNFTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Tunicata

1. Lieferung: Bogen 1— 6 (S. 1— 96). 1933. Subskriptionspreis Rm. 12.—
2. Lieferung: Bogen 7—12 (S. 97—192). 1933. Subskriptionspreis Rm. 12.—
3. Lieferung: Bogen 13—17 (S. 193—272). 1934. Subskriptionspreis Rm. 10.—
4. Lieferung: Bogen 18—25 (S. 273—400). 1935. Subskriptionspreis Rm. 16.—
5. Lieferung: Bogen 26—34 (S. 401—544). 1935. Subskriptionspreis Rm. 18.—

SECHSTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Acrania (Cephalochorda) — Cyclostoma — Ichthya

1. Lieferung: Bogen 1— 7 (S. 1—112). 1929. Subskriptionspreis Rm. 12.—
2. Lieferung: Bogen 8—13 (S. 113—208). 1933. Subskriptionspreis Rm. 12.—
3. Lieferung: Bogen 14—21 (S. 209—336). 1933. Subskriptionspreis Rm. 16.—
4. Lieferung: Bogen 22—28 (S. 337—448). 1934. Subskriptionspreis Rm. 14.—
5. Lieferung: Bogen 29—35 (S. 449—560). 1935. Subskriptionspreis Rm. 14.—

SECHSTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Amphibia

1. Lieferung: Bogen 1— 7 (S. 1—112). 1930. Subskriptionspreis Rm. 15.—
2. Lieferung: Bogen 8—13 (S. 113—208). 1931. Subskriptionspreis Rm. 13.—

SIEBENTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Sauropsida: Allgemeines — Reptilia

1. Lieferung: Teil (2) Bogen 1— 8 (S. 1—128). 1931. Subskription Rm. 16.—
2. Lieferung: Teil (2) Bogen 9—14 (S. 129—224). 1932. Subskription Rm. 12.—
3. Lieferung: Teil (2) Bogen 15—20 (S. 225—320). 1937. Subskription Rm. 14.—

SIEBENTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Sauropsida: Aves

1934. Quart. Mit 944 Figuren. XI, 899 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 104.—, in Halbleder gebunden Rm. 114.—

Printed in Germany

Metzger & Wittig, Leipzig

HANDBUCH DER ZOOLOGIE

EINE NATURGESCHICHTE DER STÄMME DES TIERREICHES

GEGRÜNDET VON

DR. WILLY KÜKENTHAL
GEHEIMEM REGIERUNGSRAT
WEILAND O. Ö. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT BERLIN

UNTER MITARBEIT ZAHLREICHER FACHGELEHRTEN

HERAUSGEGEBEN VON

DR. THILO KRUMBACH
(INSTITUT UND MUSEUM FÜR MEERESKUNDE DER UNIVERSITÄT BERLIN NW 7)

DRITTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Chelicerata – Pantopoda – Onychophora Vermes Oligomera

Bearbeitet von

Dr. Max Beier in Wien, Dr. Birger Bergersen in Oslo, Prof. Dr. Hjalmar Broch in Oslo (Norwegen), Prof. Dr. Carl J. Cori in Prag, Prof. Dr. Ulrich Gerhardt in Halle a. d. Saale, Prof. Dr. Hermann Helfer in Berlin, Dr. Johann-Gerhard Helmcke in Berlin, Prof. Dr. C. J. van der Horst in Johannesburg (Südafrika), Dr. Alfred Kästner in Stettin, Prof. Dr. Thilo Krumbach in Berlin, Dr. Hermann Grafen Vitzthum in Berlin und Oberregierungsrat Dr. Friedrich Zacher in Berlin

DREIZEHNTE LIEFERUNG
Teil (5) Bogen 9 bis 16 (S. 135—262)

Dieser Band erscheint in 9 Teilen, die unabhängig von der endgültig beabsichtigten Reihenfolge ausgegeben werden

Abgeschlossen am 25. März 1939



BERLIN 1939
WALTER DE GRUYTER & CO.
VORMALS G. J. GÖSCHENSCHE VERLAGSHANDLUNG · J. GUTTENTAG, VERLAGSBUCHHANDLUNG · GEORG REIMER · KARL J. TRÜBNER · VEIT & COMP.

Bisher sind erschienen:

ERSTER BAND

Protozoa — Porifera — Coelenterata — Mesozoa

1925. Quart. Mit 868 Figuren. XIV, 1060 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 65.—, in Halbleder gebunden Rm. 75.—

ZWEITER BAND · ERSTE HÄLFTE

Vermes Amera:

Plathelminthes: Turbellaria · Trematoda · Cestoidea · Nemertini.

Nemathelminthes: Rotatoria · Gastrotricha · Kinorhyncha · Nematodes · Nematomorpha · Acanthocephala.

Kamptozoa (Bryozoa entoprocta).

1933. Quart. Mit 1417 Figuren. XIII, 1392 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 159.—, in Halbleder gebunden Rm. 169.—

ZWEITER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Vermes Polymera:

Archiannelida · Polychaeta · Clitellata

Priapulida — Sipunculida — Echiurida

1934. Quart. Mit 806 Figuren. XX, 874 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 109.—, in Halbleder gebunden Rm. 119.—

DRITTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Tardigrada — Pentastomida — Myzostomida
Arthropoda: Allgemeines — Crustacea

1927. Quart. Mit 1172 Abbildungen. XVI, 1156 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 127.—, in Halbleder geb. Rm. 137.—

DRITTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Chelicerata — Pantopoda — Onychophora — Vermes Oligomera

1. Lieferung:	Teil (3)	Bogen	1–10	(S. 1–160).	1931.	Subskriptionspreis Rm. 20.—
2. Lieferung:	Teil (8)	Bogen	1– 2	(S. 1– 32).	1932.	
	Teil (9)	Bogen	1– 3	(S. 1– 48).	1932.	Subskriptionspreis Rm. 10.—
3. Lieferung:	Teil (1)	Bogen	1– 2	(S. 1– 32).	1932.	
	Teil (4)	Bogen	1– 4	(S. 1– 64).	1932.	Subskriptionspreis Rm. 12.—
4. Lieferung:	Teil (2)	Bogen	1– 6	(S. 1– 96).	1932.	Subskriptionspreis Rm. 12.—
5. Lieferung:	Teil (2)	Bogen	7–12	(S. 97–192).	1932.	Subskriptionspreis Rm. 12.—
6. Lieferung:	Teil (4)	Bogen	5– 9	(S. 65–138) und		
	Teil (5)		-	(S. 1– 6).	1933.	Subskriptionspreis Rm. 10.—
7. Lieferung:	Teil (2)	Bogen	13–18	(S. 193–288).	1933.	Subskriptionspreis Rm. 12.—
8. Lieferung:	Teil (1)	Bogen	3– 6	(S. 33– 96).	1935.	Subskriptionspreis Rm. 8.—
9. Lieferung:	Teil (2)	Bogen	19–24	(S. 289–384).	1935.	Subskriptionspreis Rm. 12.—
10. Lieferung:	Teil (5)	Bogen	1– 8	(S. 7–134).	1936.	Subskriptionspreis Rm. 18.—
11. Lieferung:	Teil (2)	Bogen	25–31	(S. 385–496).	1937.	Subskriptionspreis Rm. 16.—
12. Lieferung:	Teil (2)	Bogen	32–41	(S. 497–656).	1938.	Subskriptionspreis Rm. 22.—
13. Lieferung:	Teil (5)	Bogen	9–16	(S. 135–262).	1938.	Subskriptionspreis Rm. 18.—

R. Leuckart & A. Pagenstecher (1858) Untersuchungen über niedere Seetiere. *Archiv für Anatomie und Physiologie, Seite 573.*

Str. Wright (1859) Note sur le Crepina de M. van Beneden. *Annales des Sciences naturelles (4), Tome 11, Seite 150.*

Ed. Claparéde (1861) Beitrag zur Kenntnis der Gephyrea. *Archiv für Anatomie und Physiologie, Seite 538.*

Anton Schneider (1862) Über die Metamorphose der Actinotrocha branchiata. *Archiv für Anatomie und Physiologie, Seite 47.*

Anton Schneider (1862) Mitteilungen über die Weiterentwicklung der Actinotrocha branchiata. *Monatsberichte der königlichen preußischen Akademie der Wissenschaften, Berlin, 24. Oktober 1861.*

Ed. Claparède (1863) Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere an der Küste von Normandie angestellt. *Leipzig.*

A. Kölliker (1864) Kurzer Bericht über einige im Herbst 1864 an der Westküste von Schottland angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen. *Würzburger Naturwissenschaftliche Zeitschrift, Band 5, Seite 232.*

A. Kowalevsky (1867) Anatomie et histoire du développement de la Phoronis. *St. Petersburg.* (Russisch!)

Ed. Claparède (1868) Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. *Mémoires de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève, Tome 19 et 20.*

E. Metschnikoff (1869) Über die Metamorphose einiger Seetiere (Cyphonautes, Mitraria, Actinotrocha). *Nachrichten von der königlichen Gesellschaft der Wissenschaften und der Georg-August-Universität zu Göttingen.*

E. Metschnikoff (1871) Über die Metamorphose einiger Seetiere. 3. Über Actinotrocha. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 21, Seite 233.*

A. Goette (1876) Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula mediterranea. *Archiv für mikroskopische Anatomie, Band 12, Seite 583.*

E. Ray Lankester (1877) Notes on the Embryology and Classification of the Animal Kingdom: comprising a Revision of Speculations relative to the Origin and Significance of the Germ Layers. *The Quarterly Journal of Microscopical Science (2), Volume 17, Seite 399.*

A. Giard (1878) Phoronis hippocrepia. *Bulletin scientifique Départment du Nord, Tome 10, Seite 24.*

A. Giard (1878) L'autotomie dans la série animale. *Revue scientifique, Paris, Tome 39, Seite 629.*

E. B. Wilson (1880) The Metamorphosis of Actinotrocha. *American Naturalist, Volume 14.*

W. C. M'Intosh (1881) Note on a Phoronis dredged in H. M. S. Challenger. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Volume 11, Seite 211.*

E. B. Wilson (1881) The Origin and Significance of the Metamorphosis of Actinotrocha. *The Quarterly Journal of Microscopical Science, Volume 21, Seite 202.*

W. H. Caldwell (1882) Preliminary Note on the Structure, Development and Affinities of Phoronis. *Proceedings of the Royal Society of London, Volume 34, Seite 371.*

Al. Foettinger (1882) Note sur la formation du mésoderme dans la larve du Phoronis hippocrepia. *Archives de Biologie, Tome 3, Seite 679.*

W. A. Haswell (1882) Preliminary note on an Australian species of Phoronis (Gephyrea Tubicola). *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, Volume 7, Seite 606.*

W. A. Haswell (1884) On a new instance of Symbiosis. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, Volume 9, Seite 1019.*

W. H. Caldwell (1885) Blastopore, Mesoderm, and Metameric Segmentation. *The Quarterly Journal of Microscopical Science (2), Volume 25, Seite 15.*

W. Shrubsole (1886) Actinotrocha of the British coasts. *Nature, Volume 34.*

W. C. M'Intosh (1888) Report on Phoronis Buskii, n. sp., dredged during the Voyage of H. M. S. Challenger, 1873—76. *Voyage H. M. S. Challenger, Zoology, Part 75.*

W. B. Benham (1889) The Anatomy of Phoronis australis. *The Quarterly Journal of Microscopical Science (2), Volume 30, Seite 125.*

W. C. M'Intosh (1889) On the Pelagic Fauna of the Bay of St. Andrews during the Months of 1888. *Annual Report of the Fishery Board for Scotland, Volume 7, Part 3, Seite 270.*

E. A. Andrews (1890) On a new American species of the remarkable animal Phoronis. *Annals and Magazine of Natural History (6), Volume 5, Seite 445.*

E. A. Andrews (1890) Notes on the Anatomy of Sipunculus Gouldii Pourtalès. *John Hopkins University, Baltimore, Studies from the Biological Laboratory, Volume 4, Nummer 7.*

C. J. Cori (1890) Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung Phoronis. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 51, Seite 480.*

L. Roule (1890) Sur le développement des feuillets blastodermiques chez les Géphyriens tubicoles (Phoronis Sabatieri nov. sp.). *Comptes rendus hebdomadaires des Seances de l'Académie des Sciences (Paris), Tome 110, Seite 1147.*

L. Roule (1889) Sur une nouvelle espèce méditerranéenne du genre Phoronis. *Comptes rendus hebdomadaires des Seances de l'Académie des Sciences (Paris), Tome 109, Seite 195.*

W. Garstang (1891) Phoronis at Plymouth. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, Plymouth (2), Volume 2, Seite 77.*

W. Garstang (1892) Notes on the Marine Invertebrate Fauna of Plymouth for 1892. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, Plymouth (2), Volume 2, Seite 335.*

W. A. Haswell (1893) Jottings from the Biological Laboratory of Sydney University. No. 17. Three Zoological Novelties. 1. The occurance of a second species of Phoronis in Port Jackson. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales (2), Volume 7, Seite 340.*

E. S. Goodrich (1895) On the Coelom, Genital Ducts, and Nephridia. *The Quarterly Journal of Microscopical Science (2), Volume 37, Seite 477.*

A. T. Masterman (1896) Preliminary Note on the Anatomy of Actinotrocha and its bearing upon the suggested Chordate affinities of Phoronis. *Zoologischer Anzeiger, Band 19, Seite 226.*

A. T. Masterman (1896) Preliminary Note on the Structure and Affinities of Phoronis. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Volume 21, Seite 59.*

A. T. Masterman (1896) Phoronis, the Earliest Ancestor of the Vertebrate. *Report of the British Association for the Advancement of Science, Volume 66, Seite 837.*

A. T. Masterman (1896) On the Structure of Actinotrocha considered in relation to the suggested Chordate Affinities of Phoronis. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Volume 21.*

L. Roule (1896) Sur les métamorphoses larvaires du Phoronis Sabatieri. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Paris, Tome 122, Seite 1343.*

A. Oka (1897) Sur une nouvelle espèce japonaise du genre Phoronis. *Annotationes zoological Japonenses, Tokyo, Tome 1, Seite 147.*

A. T. Masterman (1897) On the Diplochorda. 1. The Structure of Actinotrocha. 2. The Structure of Cephalodiscus. *The Quarterly Journal of Microscopical Science (2), Volume 40, Seite 281.*

E. Schultz (1897) Über Mesodermbildung bei Phoronis. *Traveaux de la Société des Naturalistes de St. Pétersbourg, Tome 28, Seite 47.*

L. Roule (1898) Sur la place des Phoronidiens dans la classification des animaux et sur leurs relations avec les Vertébrés. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences Paris, Tome 127, Seite 633.*

L. Roule (1899) Considérations sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. *Bulletins de l'Académie des Sciences de Toulouse, Tome 2, Seite 159.*

L. Roule (1899) La structure de la larve Actinotroque des Phoronidiens. *Proceedings of the 4. International Congress of Zoologie, Seite 230.*

E. T. Browne (1900) The Fauna and Flora of Valencia Harbour. *Proceedings of the Royal Irish Academy (3), Volume 5.*

D. Carazzi (1900) Ricerche sul Plancton del lago Fusaro in rapporto con la ostricoltura. *Boll. Notizie Agrar., Anno 22, Sem. 2, No. 30, Seite 1270.*

A. T. Masterman (1900) On the Diplochorda. 3. The Early Development and Anatomy of Phoronis Buskii (M'Intosh). *The Quarterly Journal of Microscopical Science (2), Volume 43, Seite 375.*

E. Andrews (1900) On a new American species of the remarkable animal Phoronis. *Annals and Magazine of Natural History, 6. ser., Volume 5, Seite 445 bis 449.*

L. Roule (1900) Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. *Annales des Sciences naturelles (8), Tome 11, Seite 51.*

L. Roule (1900) Remarques sur un travail récent de M. Masterman concernant le developpement embryonnaire des Phoronidiens. *Zoologischer Anzeiger, Band 23, Seite 425.*

A. T. Masterman (1901) Professor Roule upon the Phoronidea. *Zoologischer Anzeiger, Band 24, Seite 228.*

I. Ikeda (1901) Observations on the Development, Structure and Metamorphosis of Actinotrocha. *Journal of the College of Science. Imperial University Japan Tokyo, Volume 13, Seite 507.*

H. B. Torrey (1901) On Phoronis pacifica, sp. nov. *Biological Bulletin Woods Holl, Volume 2, Seite 283.*

R. Menon (1901) Notes on Actinotrocha. *The Quarterly Journal of Microscopical Science (N. S.), Volume 45, Seite 473.*

I. Ikeda (1902) On the Occurrence of Phoronis australis Haswell near Misaki. *Annotationes zoological Japonenses, Tokyo, Volume 4, Seite 115.*

A. T. Masterman (1902) Review of Mr. Ikeda's Observations, etc. *The Quarterly Journal of Microscopical Science (2), Volume 45, Seite 485.*

K. R. Menon (1902) Notes on Actinotrocha. *The Quarterly Journal of Microscopical Science (2), Volume 45, Seite 473.*

M. de Selys-Longchamps (1902) Recherches sur le développement des Phoronis. *Archives de Biologie, Tome 18, Seite 495.*

E. S. Goodrich (1903) On the Body Cavities and Nephridia of the Actinotrocha Larva. *The Quarterly Journal of Microscopical Science (2), Volume 47, Seite 103.*

Fr. Poche (1903) Über den richtigen Namen der Gattung Phoronis Str. Wright. *Zoologischer Anzeiger, Band 26, Seite 466.*

E. Schultz (1903) Aus dem Gebiete der Regeneration. 4. Über Regenerationserscheinungen bei Actinotrocha branchiata Müller. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 75. Seite 473.*

M. de Selys-Longchamps (1903) Über Phoronis und Actinotrocha bei Helgoland. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Band 6, Abteilung Helgoland, Seite 1.*

I. Ikeda (1903) On the Development of the Sexual Organs and of their Products in Phoronis. *Annotationes zoological Japonenses, Tokyo, Volume 4, Seite 141.*

E. Schultz (1903) Aus dem Gebiete der Regeneration. 3. Über Regenerationserscheinungen bei Phoronis Mülleri Sel. Long. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 75, Seite 391.*

R. P. Cowles (1904) Origin and Fate of the Body Cavities and the Nephridia of the Actinotrocha. *Johns Hopkins University Circulars (2), Nummer 2, Seite 168.*

Cl. Hartlaub (1904) Bericht über eine zoologische Studienreise nach Frankreich, Großbritannien und Norwegen, ausgeführt im Frühjahre 1902. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen (2), Band 5, Abteilung Helgoland, Seite 97.*

R. P. Cowles (1904) Origin and Fate of the Blood Vessels and Blood Corpuscles of the Actinotrocha. *Zoologischer Anzeiger, Band 27, Seite 598.*

M. de Selys-Longchamps (1904) Développement postembryonnaire et affinités des Phoronis. *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences de Belgique, Tome 1, Seite 1. Brüssel.*

P. Enriques (1905) Della circolazione oscillante nella Phoronis psammophila. *Atti della Reale Academia dei Lincei, rendiconti, Volume 14, Seite 451 bis 454.*

M. H. Spaulding (1906) Note on the Occurrence of Phoronis larvae (Actinotrocha) at Monterey Bay, California. *Zoologischer Anzeiger, Band 30, Seite 184.*

C. Shearer (1906) Studies on the Development of Larval Nephridia. Part 1. Phoronis. *Mitteilungen der Zoologischen Station Neapel, Band 17, Seite 487.*

W. K. Brooks & R. P. Cowles (1906) Phoronis architecta. *Memoirs of the National Academy of Sciences, Washington, Volume 10 (1905), Seite 69.*

Al. Schepotieff (1906) Über einige Actinotrochen der norwegischen Fjorde. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 84, Seite 79.*

M. de Selys-Longchamps (1907) Phoronis. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Berlin, R. Friedländer & Sohn.* — Das Standardwerk über Phoronis.

Hj. Theel (1907) Om utvecklingen av Sveriges zoologiska hafstation Kristineberg och om djurlivet i angränsande haf och fjordar. *Arkiv för zoologi, Band 4, Nr. 5.*

J. D. F. Gilchrist (1907) New forms of the hemichorda from South Africa. 1. Phoronopsis albomaculata gen. et spec. n. 2. Phoronis capensis spec. n. 3. Ptychodera capensis spec. n. *Transactions of the African Philosophical Society, Cape Town, Volume 17, Seite 151 bis 176, Tafel 16, 17.*

Helen L. M. Pixel (1912) Two new species of the Phoronidea from Vancouver Island. *The Quarterly Journal of Microscopical Science, Volume 48, Seite 257 bis 284, 16 Figuren.*

S. F. Harmer (1917) On Phoronis ovalis Strethill. *Quarterly Journal of Microscopical Science. Volume 62, Seite 115 bis 148, Tafel 7 bis 9.*

A. Meek (1917) On the Phoronidea. *Dove marine Laboratory, Report for the year 1917.*

Ruth Ledig (1919) General Structure of Phoronis pacifica. *Journal of Entomology and Zoology, Claremont (California), Volume 11, Seite 55 bis 57.*

A. W. Hilton (1922) The Nervous System of Phoronida. *The Journal of comperative Neurology, Volume 34, Seite 381 bis 389, 6 Figuren.*

A. MEEK (1924) Plankton Investigation. *Dove Marine Laboratory, Collercoats, Northumberland, Report for the year 1924.*

A. BETHE (1927) Eigentümliche Formen und Mittel der Blutbewegung (Phoronis, Tomopteris, Squilla). *Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung C, Zeitschrift für vergleichende Physiologie, Band 5, Seite 555 bis 576.*

F. H. GRAVELY (1927) Gephyrea and Phoronis. *Bulletin Madras Governm. Museum, N. S., Volume 1, Seite 87 bis 88, 2 Figuren.*

C. J. CORI (1930) Phoronidea. *Tabulae biologicae, Band 6 (Supplement 2). Berlin, Ed. W. Junk.*

C. J. CORI (1930) Phoronidea. *Fr. Dahl: Die Tierwelt Deutschlands, Teil 17, Seite 14 bis 24. Jena, Gustav Fischer.*

W. A. HILTON (1930) Phoronida from the coast of Southern California. *Journal of Entomology and Zoology, Claremont (California, USA.), Volume 22, Seite 33 bis 35.*

C. J. CORI (1932) Phoronidea. *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Teil 7, c_2. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft.*

A. STEUER (1933) Zur Fauna des Canal di Leme bei Rovigno. *Thalassia, Band 1, Seite 1 bis 44, 24 Figuren.*

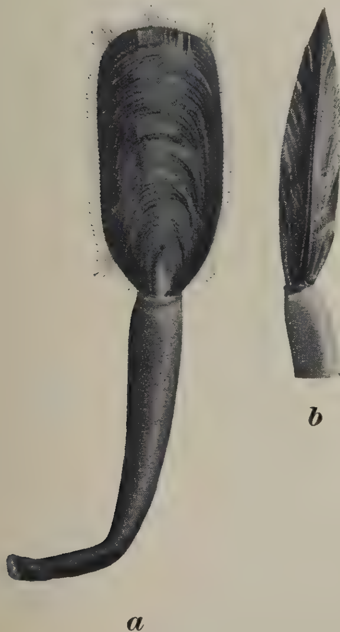
G. GUSTAFSON (1934) The Distribution of Phoronis mülleri De Selys-Longchamps on the Swedish West Coast. *Arkiv för Zoologi, Band 28 B, Nr. 1, Seite 1 bis 6.*

---

2. Ordnung der Tentaculata: BRACHIOPODA

(Von JOHANN-GERHARD HELMCKE in Berlin)

Vorbemerkung. Wenn der Herausgeber dieses Handbuches in der Einleitung zu den oligomeren Würmern die Brachiopoda an dritter Stelle aufzählte und sie jetzt an der zweiten bringt, so liegt dem keine Meinungsänderung zugrunde, sondern lediglich eine Störung in der Drucklegung, wie sie bei so umfangreichen Werken zuweilen nicht zu vermeiden ist.



Figur 152.



Figur 153.

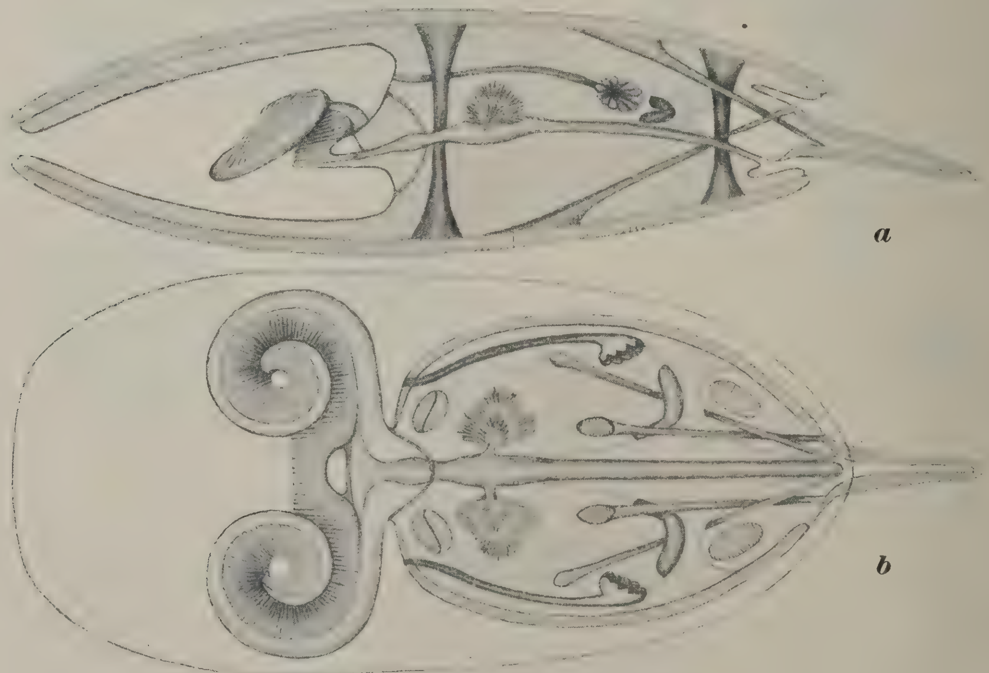
Figur 152. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — *Lingula unguis* Linnaeus: Habitusbild von der Bauchseite und von der linken Seite. (Nach Blochmann 1900)

Figur 153. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — *Discinisca lamellosa* Broderip: ***a*** Habitusbild von der Rückenseite. Das Tier ist mit einem kurzen Stiel auf dem Steine befestigt. ***b*** Habitusbild von der Bauchseite. Die Haftfläche des Stieles ist etwas beschädigt. ***c*** Rückenschild von innen. (Nach Blochmann 1900)



Figur 154. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Magellania venosa* Solander: Habitusbilder **a** von der Rückenseite, **b** von der Bauchseite, **c** von vorn, **d** von der linken Seite. (Nach Davidson 1886)

1616 Columna: Concha anomia. — 1742 Gualteri: Concha triangulata vulgaris. — 1753 Linnaeus: Conchites. — 1753 Klein: Concha triloba. — 1802 Cuvier: Brachiopoda. — 1805 Cuvier: Mollusques branchiopodes. — 1814 Blainville: Acephalophora palliobranchia. — 1814 Bellermann: Brachiopodes. — 1815 Rafinesque: Brachiopea.— 1816 bis 1826 Lamarck: Monomyaria sine ligamento. — 1821 Gray: Spirobrachiophora. — 1824 Bronn: Brachiopodae. — 1824 Blainville: Palliobranchiata. — 1825 Latreille: Pedoncules. — 1826 Risso: Branchiopoda. — 1826 Carus: Brachyopoda. — 1827 Berth: Pedunculata. — 1829 Fischer: Brachyopoden. — 1831 Raffinesque: Brachiopia, Pachiloma. — 1839 Broderip: Brachiopodidae. — 1847 Agassiz: Brachionopoda. — 1848 Bronn: Brachipoda. — 1848 Herrmannsen: Pachyloma. — 1849 d'Orbigny: Brachidae. — 1850 Deshayes: Polymaria. — 1852 Herrmannsen: Brachiopia. — 1858 Adams: Brachiocephalous Mollusks. — 1860 Leunis: Brachiata. — 1862 Bronn: Brachionacephala. — 1862 Bronn: Brachionoconchae. — 1862 Bronn: Palliobranchia. — 1875 Paetel: Brachionobranchia. — 1896 Haeckel: Spirobranchia. — 1897 Delage & Hérouard: Brachiopodia. — 1937 Krumbach: Aspidozoa.



Figur 155. Legende auf der nächsten Seite.

Figur 155. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA. — Dieses Schema eines Brachiopoden vereinigt in sich alle charakteristischen Merkmale eines rezenten Brachiopoden. Ein Tier, das diesem Schema völlig entspricht, gibt es nicht. Die obere Figur (*a*) gibt einen Blick in die rechte Hälfte des Tieres nach Entfernen der linken Schild-Hälften. Bei der unteren Figur (*b*) ist der Rückenschild durchsichtig gedacht.

Der Vorderleib liegt über der Mundbucht und enthält Reste der Leibeshöhle. Der Mittelleib trägt die großen, spiralig aufgewundenen Arme, auf denen eine dichte Reihe von Tentakeln steht. Diese Tentakel-Reihe zieht ventralwärts von der Mundbucht von einem Arm zum anderen. Von der Leibeshöhle des Mittelleibes dringen Ausläufer in jeden Arm vor und geben Äste in die Tentakel ab. Die Körperwand des Hinterleibes ist vorn sowohl dorsal als auch ventral zu je einem Kragenlappen vorgewölbt und scheidet starre Schutzschilde ab, die das Tier von dorsal und ventral her einschließen. Nur am hinteren Ende tritt der Stiel zwischen beiden Schilden nach außen. Der Darm läuft von der Mundbucht geradlinig durch den Mittel- und Hinterleib und ist an einem medianen Mesenterium aufgehängt; er gibt seitlich Mitteldarm-Drüsen ab und mündet ventralwärts vom Stiel nach außen. Vom Darm falten sich Epithelschichten ab, die sich zu den seitlichen Körperwänden ausspannen und die Gonaden und Metanephridien tragen. Diese Metanephridien bestehen aus einem Wimpertrichter und einem Ausführgang. Durch den Hinterleib ziehen vom Rücken- zum Bauchschild vorn die Musculi transversi anteriores, die in ihrer Anlage gespalten sind, und hinten die Musculi transversi posteriores. Vom Rückenschild zum Stiel verlaufen die Musculi longitudinales dorsales und vom Bauchschild zum Stiel die Musculi longitudinales ventrales. (Original)

Definition

Die Brachiopoda sind tentakulate oligomere Würmer,

deren mützenschildförmiger Vorderleib sich weit nach rechts und links auf *die Arme des Mittelleibes* erstreckt,

deren Mittelleib im einfachsten Falle 2 halbkreisförmige und im kompliziertesten Falle 2 widderhorn-artig aufgewundene mit 1 Reihe von Tentakeln besetzte *Arme* hat,

deren Hinterleib an seiner vorderen Wand zu einem *Kragen* ausgestülpt ist, der aus allen Schichten der Leibeswand gebildet und rechts und links aufgespalten ist, wodurch ein dorsaler und ein ventraler *Kragen-Lappen* gebildet wird,

deren Hinterleib ferner an seiner hinteren, ventralen Spitze zu einem *Stiel* ausgestülpt ist, der ebenfalls aus allen Schichten der Leibeswand gebildet ist,

deren Leibeshöhle *im Vorderleibe* parenchymatös ist,

deren Leibeshöhle *im Mittelleibe* Mesenterien bildet und, der Größe der Tiere entsprechend, einen komplizierten Hohlraum aufweist, der die Arme der Länge nach durchzieht und selbst noch Ausläufer in die Tentakel entsendet,

deren Leibeshöhle *im Hinterleibe* mediane Mesenterien bildet und Gonaden, Exkretions-Organe, sowie den Darm umschließt,

deren Gonaden das parietale Epithel der Leibeshöhle an bestimmten Stellen verdrängen,

deren Exkretions-Organe, soweit sie der Ausscheidung von Stoffwechsel-Endprodukten dienen, als Röhren aufzufassen sind, die vom äußeren Epithel der Leibeswand (Ektoderm) gegen die Leibeshöhle vordringen,

und die, soweit sie der Ausführung der Gameten dienen, als Trichter aufzufassen sind, die vom inneren Epithel der Leibeswand (Mesoderm) der Röhre aufgesetzt sind und sie eröffnen,

deren Darm aus (Mundbucht), Mund, (Schlund mit) Speiserohr, Magen mit Magendrüsen, Dünndarm und Enddarm besteht und an Mesenterien aufgehängt ist, die um Magen, Dünndarm und Enddarm herum als breite Aufhängebänder (Gastroparietal- und Ileoparietalbänder) ausgebildet sind, die sich mit den *seitlichen* Leibeswänden verbinden,

deren Blutgefäß-System *geschlossen* ist und *ein dorsales Herz* besitzt,

deren Kutikula *an dem Stiele* einen am freien Ende geschlossenen Zylinder bildet und *am übrigen Hinterleibe* mit seinem Kragen zu einem Rücken- und einem Bauch-Schilde hart verkrustet ist.



Figur 156. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — »*Anomia disculus*« (= *Mühlfeldtia truncata* Linnaeus) und »*Anomia rubra*« (= *Kraussina rubra* Pallas): die ersten Abbildungen von Brachiopoden, von denen auch die Weichkörper bekannt waren. (P. S. Pallas, Miscellanea zoologica quibus novae imprimis atque obscurae animalium species describuntur et observationibus iconibusque illustrantur. Hagae. 1766)

Erforschungs-Geschichte

1616 erste Beschreibung der Schilde als *Conchae anomiae* von FABIUS COLUMNA. 1766 bildete PALLAS die ersten Weichkörper mit den Schilden ab; die Tiere nannte er *Anomia*. 1797 erschien CUVIERS grundlegende Untersuchung über die Anatomie von *Lingula*. 1802 benannte CUVIER diese Tiergruppe erstmalig als *Brachiopoda*. 1845 und 1848 trennte STEENSTRUP sie zum ersten Male von *den Mollusken* und behauptete ihre *Verwandtschaft mit den Anneliden* (besonders mit *Serpula*). Trotz DIESES UND WENIGER ANDERER AUTOREN, die auch die Verwandtschaft dieser Tiere zu *den Mollusken* anzweifelten, erhielt sich diese Ansicht fast bei allen Zoologen und wurde erst 1870 und 1873 durch MORSE widerlegt. Dennoch wurde auch später der Glaube an die Verwandtschaft *mit den Mollusken* nicht völlig aufgegeben. 1853 fügte HUXLEY sie als 3te Gruppe der Klasse *Molluscoidea* hinzu, in der MILNE EDWARDS 1850 *die Bryozoa* und *Tunicata* vereinigt hatte. 1859 folgten die hervorragenden anatomischen Untersuchungen einiger Arten von HANCOCK. 1860 und 1861 erschienen die ersten beiden kurzen Beschreibungen von Larven durch FRITZ MÜLLER und LACAZE-DUTHIERS. 1869, 1870 und 1873 wies MORSE an eingehenden embryologischen und vergleichend-anatomischen Studien *die großen Unterschiede zwischen Brachiopoden und Mollusken* nach. 1873 veröffentlichte KOWALEWSKY seine Untersuchungen über die Entwickelungs-Vorgänge bei *Thecidium*, *Argiope* und *Terebratulina*. Große anatomisch-histologische Bearbeitungen *der Brachiopoda Testicardinia* gab VAN BEMMELEN (1883), der *Ecardines* BLOCHMANN (1892 und 1900). Bemerkenswert sind die histologischen Untersuchungen einzelner Organe von EKMAN (1896), SCHAEFFER (1926) und SENN (1932).

In der Erforschungsgeschichte kann man etwa die folgenden Perioden unterscheiden: 1616 bis 1797 Erste systematische Periode (an der Paläontologie orientiert). 1797 bis 1845 Erste anatomische und vergleichend-anatomische Periode (Kampf um die *Verwandtschaft mit den Mollusken*; die Schale als dominierendes Merkmal). 1845 bis 1873 Zweite anatomische und vergleichend-anatomische Periode (Angliederungs-Versuche *der Brachiopoda* an *die Annelida* oder an *die Molluscoidea*). 1860 bis 1883 Erste entwickelungsgeschichtliche Periode. 1883 bis heute Anatomisch-histologische Periode. 1910 bis heute Tiergeographische Periode.

Die Literatur über *die rezenten Brachiopoda* umfaßt etwa 1000 Veröffentlichungen, über *die fossilen* ein Mehrfaches dieser Zahl. Da sich die Paläontologie auf die Ausbildung der Hartteile (Form der Schilde, Gelenk, Ansatzstellen der Muskeln, Aussparungen für die Kragen-Höhlen, Anzahl und Verteilung der Kragen-Papillen, Armstützen) beschränken muß, so sind ihre Schriften hier ohne Bedenken zu vernachlässigen.

Von den 972 Veröffentlichungen über rezente Formen handeln
602 von der Systematik (auf Grund der Schilde) und von der Verbreitung,
48 von der Anatomie und Histologie,
16 von der Entwickelungsgeschichte,
5 von der Physiologie,
25 von den verwandtschaftlichen Beziehungen zu anderen Tiergruppen,
225 sind zusammenfassende Darstellungen aus Lehrbüchern,
51 sind verschiedenen Inhalts.

Unter den anatomisch-histologischen Arbeiten sind 18 gut und behandeln 7 Arten, in den entwickelungsgeschichtlichen Monographien sind 4 Arten beschrieben worden. Von 2 Familien sind *die Larven* bisher überhaupt noch unbekannt. Unsere Kenntnis von *den Brachiopoda* ist daher noch äußerst lückenhaft und unzureichend.

Die letzten (oder doch die besten) anatomischen Untersuchungen *der Lingulidae* stammen aus den Jahren 1900 und 1934, *der Craniidae* aus dem Jahre 1892, *der Thecideidae* aus dem Jahre 1861, *der Terebratulidae* aus dem Jahre 1883, *der Rhynchonellidae* aus dem Jahre 1858.

Von *den etwa 260 rezenten Arten der Brachiopoda* sind bisher nur etwa 5 Arten anatomisch bekannt.

Größe

Die größten Schilde unter *den rezenten Brachiopoda* hat *Magellania venosa* Solander (Länge 80 Millimeter, Breite 70 Millimeter, Dicke 50 Millimeter); doch wurden die größten fossilen Tiere (*Productus giganteus* Martin) bis 300 Millimeter breit. Die kleinsten Tiere erreichen kaum eine Länge von 1 Millimeter. Die ausgewachsenen Tiere einer Art sind etwa gleich groß. Die Verhältniszahlen Schild-Länge : Schild-Breite und Schild-Länge : Schild-Dicke sind *bei den Individuen einer Art* nicht konstant.

Der Stiel ist *bei den einzelnen Ordnungen* verschieden lang. Nur *bei den Tieren der linguliden Reihe* (Figur 152) *ist* er beweglich und kann vom Tier wesentlich verkürzt oder ausgestreckt werden. In seiner größten Ausdehnung kann er das 9-fache der Schild-Länge erreichen (Figur 224).

Färbung

Die Schilde *der meisten Brachiopoda* sind nicht pigmentiert. Je nach der Zusammensetzung dieser Hartteile haben sie ein dunkelbraunes, horniges Aussehen (*Discinisca*) oder ein graues, kalkiges (*die meisten Terebratulidae* und *Rhynchonellidae*). Die Schilde von *Lingula rostrum* Shaw haben eine grüne Farbe, die durch helle kalkige Einlagerungen sehr kräftig betont ist. Sonst kommen nur unter *den Terebratulidae* noch farbige Schilde vor; und hier anscheinend auch nur in der Familie der *Terebratellidae*. Die einzige Farbe ist rot in dichterer oder dünnerer Lagerung. Auf diese Weise entstehen rote Schilde (zum Beispiel *bei Dallinella occidentalis* Dall und *Terebratella inconspicua* Sowerby) oder rötliche Farben (zum Beispiel *bei Kraussina rubra* Pallas, *Terebratalia coreanica* Adams und Reeve, *Dallinella occidentalis obsoleta* Dall, *Pereudesia grayi* Davidson, *Laqueus rubella* Sowerby, *Bouchardia rosea* Mawe *und andere*).

Eine Musterung der Schilde zeigt nur *Frenulina sanguinolenta* Gmelin, bei der die rote Farbe auf wenige radiäre Streifen beschränkt und außerdem noch in unregelmäßige Tupfen aufgelöst ist.

Chemisch gleichen diese Farbstoffe völlig den entsprechenden Farben *der Muscheln und Schnecken*. Bei Wasserentzug (durch Schwefelsäure oder Phosphorsäure) tritt ein Farbumschlag von grün in blau-grün und von rot in braun ein. Nach Zusatz von Wasser (Verdünnen der Säure) geht der Farb-Umschlag wieder zurück, so daß die ursprüngliche Farbe wieder erscheint.

Außer den Schilden können die Exkretions-Organe, Gonaden und manchmal auch der Stiel pigmentiert sein. Ob das Orange-Rot dieser Organe dem Pigment der Schilde entspricht, ist bisher noch nicht untersucht worden. Ebenso ist die Natur aller Pigmente noch unbekannt.

Gestalt

Die äußere Gestalt wird fast immer ganz durch die beiden Schilde bestimmt, die dem Körper dorsal und ventral anliegen.

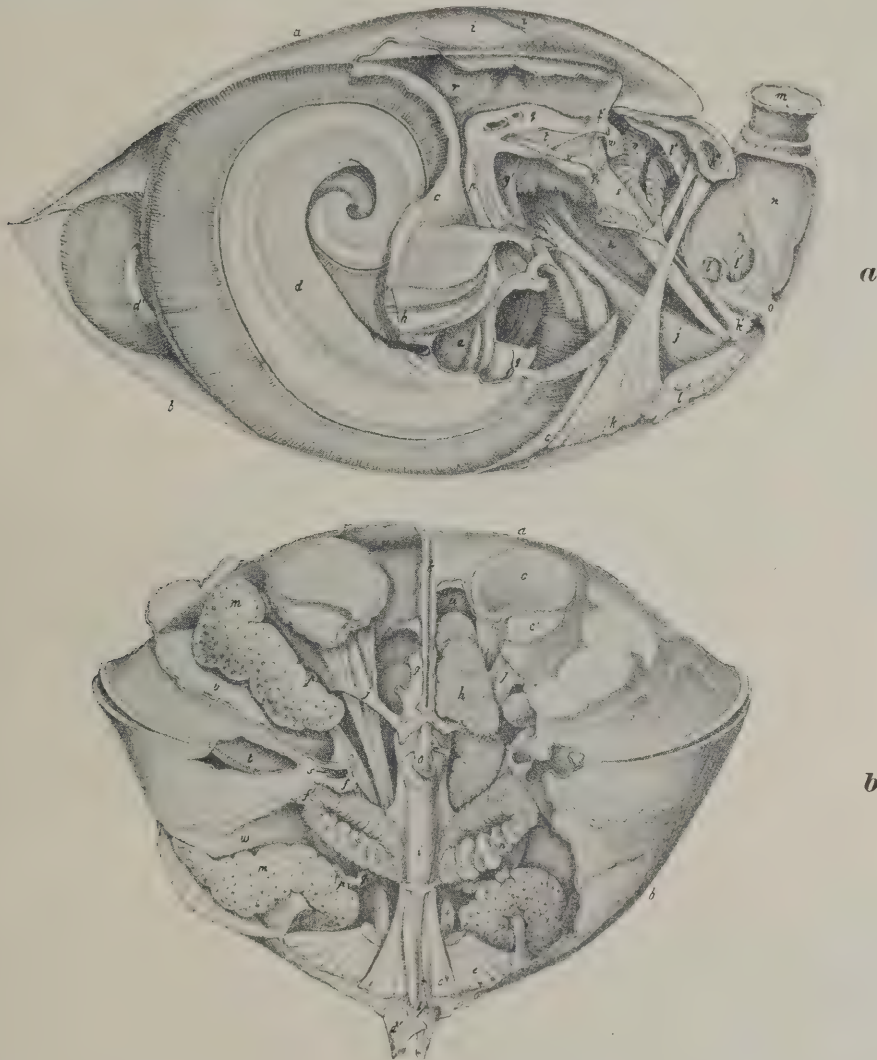
Lingulidae. — Die Schilde sind kreisrund (*discinide Reihe*, Figur 153) oder haben eine länglich-vierseitige Form, bei der die beiden vorderen Ecken abgerundet sind und die Seitenränder in der hinteren Hälfte bis zu einer Spitze konvergieren (*lingulide Reihe*, Figur 152). Bei *der linguliden Reihe* tritt zwischen den beiden hinteren Spitzen der Schilde ein kräftiger Stiel aus, der bei der *disciniden Reihe* sehr kurz ist und durch einen Schlitz des Bauch-Schildes nach außen führt. Zwischen den Schilden ragen in beiden Familien Borsten hervor. Die Schilde sind flach und etwa gleichklappig.

Craniidae. — Die Schilde sind etwa kreisförmig und flach. Der Rücken-Schild ist stärker gewölbt, der Bauch-Schild ist dem Substrat angewachsen. Ein Stiel ist nicht ausgebildet (Figur 186).

Thecideidae. — Der Bauch-Schild ist weit größer und stärker gewölbt als der Rücken-Schild. Sie sind rund bis oval. Ein Stiel ist nicht ausgebildet (Figur 177 und 187***b***).

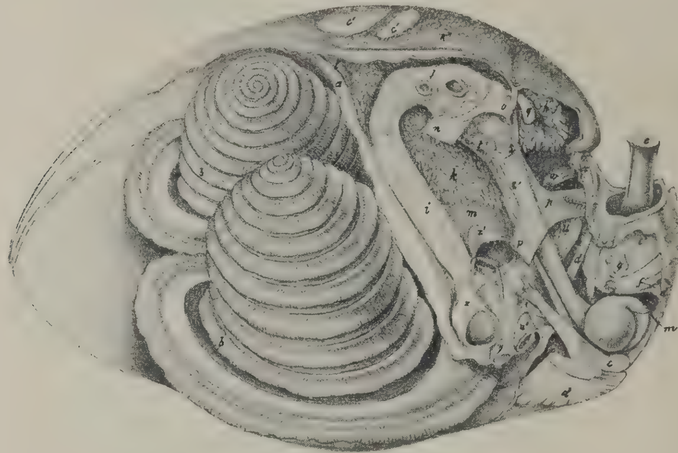
Terebratulidae und ***Rhynchonellidae.*** — Die Gestalt der Schilde ist *in diesen Ordnungen* sehr variabel. Die einfachste Form der Schilde ist durch einen

etwa kreisförmigen Umriß und eine tiefe Wölbung jedes Schildes bestimmt. Die beiden Schilde sind mehr oder weniger ungleichklappig (Figur 154). Der Stiel ist nur klein und tritt meistens durch einen Schlitz oder ein Loch des ventralen Schildes aus; *bei einigen Arten* wird er ganz zurückgebildet.



Figur 157. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Magellania flavescens* Lamarck (= *australis* Quoy & Gaimard). **a** Die linke Seite des Tieres ist teilweise entfernt. Der Raum zwischen dem Rückenschild (*a*) und dem Bauchschild (*b*) ist in 2 Teile geteilt. Der hintere Teil wird von dem eigentlichen Weichkörper eingenommen. Dieser Raum wird durch die vordere Leibeswand (*c*) gegen jenen Raum abgegrenzt, in den die beiden Arme (*d*, *d'*) hineinragen und in den das Meerwasser eingestrudelt wird. Die Arme heben sich neben dem Munde von der vorderen Leibeswand ab, ziehen fast geradlinig zum vorderen Rande der Schilde, kehren aber dort um und laufen wieder zurück bis dicht an die vordere Leibeswand; während dieses Verlaufes werden sie von dem kalkigen Armgerüst durchzogen und gestützt. Bevor die Arme die vordere Leibeswand erreichen, biegen sie sich wieder vor und rollen sich spiralig ein. Die Spiralen beider Seiten sind in ihrem ganzen Verlaufe durch ein zartes Häutchen miteinander verbunden. Während auf diesen Darstellungen die spiraligen Teile der Arme beider Seiten zu sehen sind (*d*), ist von den vor- und wieder zurücklaufenden Ästen der Arme nur der rechte erhalten (*d'*); der linke ist entfernt worden. An seiner Abschnittstelle ist das kalkige Armgerüst getroffen (*h*). Die Arme werden von einem Ausläufer der Leibeshöhle (dem Armkanal *f*) durchzogen, der in jeden Tentakel einen kleinen, blindgeschlossenen Kanal abgibt. Diesen Armkanal begleitet

außerdem eine Nebenhöhle (*e*), die nur auf den Arm beschränkt und in sich geschlossen ist. An der Basis der Tentakel ist in den Arm die Armrinne eingesenkt, die auf dem Querschnitt des Armes getroffen ist (*g*). — Die Organe des eigentlichen Weichkörpers (Hinterleib): (*i*) die dorsalen Ansatzflächen des Musculus transversus anterior pars internus und pars externus; (*j*) die ventralen Teile dieses Muskels; (*k*) Musculus transversus posterior externus; (*k′*) Musculus transversus posterior internus und seine dorsale Ansatzfläche (*k″*); (*l*) Musculus longitudinalis ventralis externus; (*l′*) Musculus longitudinalis dorsalis; (*m*) Stiel; (*n*) Stielkapsel; (*o*) Musculus longitudinalis ventralis internus; (*p*) Ösophagus; (*q*) Magen mit den Gängen der Magendrüsen (*r*), die links entfernt sind; (*s*) der blindgeschlossene Darm; (*t*) ein Teil des Gastroparietalbandes; (*t′*) Teil des Ileoparietalbandes; (*u*) ventrales, (*u′*) dorsales Mesenterium; (*v*) Trichter des rechten Exkretions-Organes, das linke ist größtenteils entfernt; (*w*) Herz; (*x*) dorsale, (*y*) ventrale Kragen-Arterien; (*y′*) Blut-Lakunen des ventralen Mesenteriums; (*z*) Ganglion. — ***b*** Das Tier ist von hinten eröffnet und der Stiel entfernt. (*a*) Rückenfläche; (*b*) Bauchfläche; (*c*) dorsale Ansatzfläche des Musculus transversus anterior pars internus; (*c′*) dorsale Ansatzfläche des Musculus transversus anterior pars externus; (*c″*) ventrale Ansatzfläche des Musculus transversus anterior; (*d*) Musculus transversus posterior externus; (*d′*) Musculus transversus posterior internus; (*e*) Musculus longitudinalis ventralis externus; (*f*) Musculus longitudinalis dorsalis; (*g*) Magen mit den Gängen der Magendrüsen (*h*), die auf der linken Seite entfernt sind; (*i*) Darm; (*j*) Gastroparietalband; (*k*) Ansatzlinie des dorsalen Mesenteriums; (*l*) Teil des dorsalen Mesenteriums am Darm; (*m*) Geschlechts-Organe; (*n*) Trichter der Exkretionsorgane; (*o*) Herz in Kontraktionsstellung mit seitlichen Arterien; (*p*) »Nebenherzen«; (*q*) ventrale Kragen-Arterien; (*r*) Stiel-Arterie; (*s*) Öffnungen für den Durchtritt der Armgerüste; (*t*) Tentakel; (*u*) Öffnungen der inneren Kragenhöhlen, (*v*) der äußeren Kragenhöhlen des dorsalen, (*w*) des ventralen Kragens. (Nach Hancock 1858)

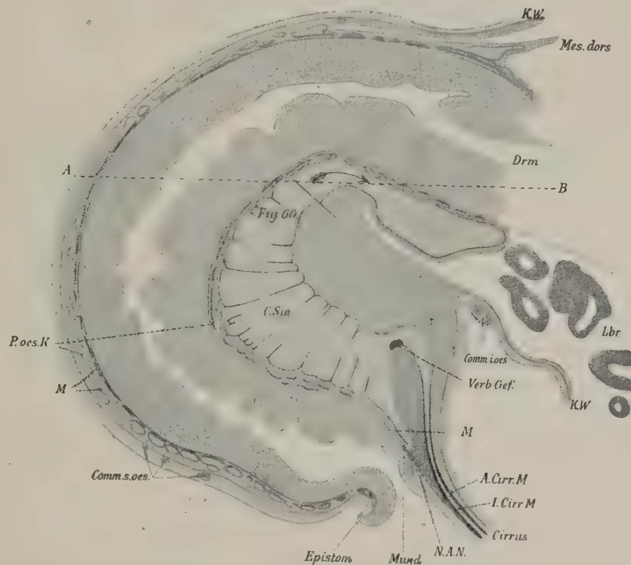


Figur 158. Vermes oligomera: Brachiopoda (Rhynchonellidae). — *Hemithyris psittacea* Gmelin. Die linke Seite des Tieres ist teilweise entfernt. (*a*) vordere Leibeswand; (*b*) die Arme der Rhynchonellidae sind spiralig aufgewunden; (*c*) ventrale Hälfte des Musculus transversus anterior; (*c′*) dorsale Ansatzflächen des Musculus transversus anterior pars internus und pars externus; (*d*) ventraler Ansatz des Musculus transversus posterior; (*d′*) Leibeswand der Bauchfläche; (*e*) Stiel; (*e′*) Stielkapsel; (*f*) Musculus longitudinalis ventralis internus; (*g*) Musculus longitudinalis dorsalis; (*h*) Musculus longitudinalis ventralis externus; (*i*) Ösophagus; (*j*) Magen mit den Gängen der Magendrüsen (*k*), die auf der linken Seite entfernt sind; (*l*) dorsales, (*m*) ventrales Mesenterium; (*n*) und (*o*) Gastroparietalband; (*p*) Ileoparietalband; (*q*) Herz; (*r*) Vene; (*s*) Aorta; (*t*) und (*t′*) dorsale und ventrale Kragen- und Genital-Arterie; (*u*) rechter ventraler Ovidukt, der von der linken Seite ist durchschnitten; (*v*) Ganglion; (*w*) Teil der kalkigen Crura; (*x*) Öffnung in der Leibeswand für die rechte, (*y*) für die linke Crura; (*z*) Nebenhöhle des linken, (*z′*) des rechten Armes. (Nach Hancock 1858)

Die innere Gestalt wird durch den eigentlichen Weichkörper und den Tentakel-Apparat bedingt. Der eigentliche Weichkörper nimmt den kleinsten Teil des Raumes ein, der durch die Schilde gegeben ist (Figur 157 ***a*** und 158). Der Tentakel-Apparat ist *bei den einzelnen Gattungen und Arten* verschieden ausgebildet. (Näheres im Kapitel: Arme.) Das Schema des Baues zeigt am Weichkörper eine Rückenfläche und eine etwa gleich geformte Bauchfläche;

sie sind nach außen ein wenig gewölbt. Beide Flächen gleichen 2 übereinander liegenden, gleichschenkeligen Dreiecken, deren Spitzen einander genähert sind und deren Basen etwas voneinander entfernt sind. Dadurch sind die vordere und die seitlichen Flächen des Weichkörpers bedingt. Dieser Körper ist von einer Leibeswand allseitig bekleidet. An 3 Stellen ist diese Leibeswand vorgestülpt: an den vorderen Bauch- und Rücken-Kanten (dem Kragen) und an der hinteren Spitze der Bauchfläche (dem Stiel).

Die Leibeshöhle wird als einheitlicher Raum angelegt; sie teilt sich jedoch im Laufe der Entwickelung bald in 3 Abschnitte. Leibeshöhle



Figur 159.

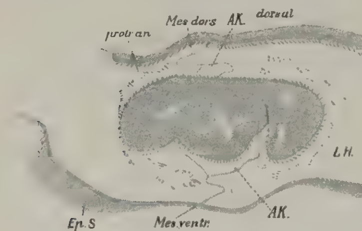
Figur 159. Vermes oligomera: Brachiopoda (Craniidae). — *Crania anomala* Müller: *Medianschnitt.* In der Umgebung des Ösophagus liegen die Periösophagealkammern (*P.oes.K*), an deren Grunde epitheliale Muskelfasern (*M*) ringförmig um den Ösophagus laufen. Die Periösophagealkammern stehen mit dem dahinterliegenden Zentralsinus (*C.Sin.*) in Verbindung. »Der *Pfeil* zeigt die Fortsetzung des Zentralsinus zwischen die beiden Blätter des ventralen Mesenteriums.« Vor dem Eingang des Tentakelkanales der Querschnitt des Verbindungsgefäßes (*Verb. Gef.*). An dieser Stelle steht der Zentralsinus mit dem Armkanal in offener Verbindung. (*K.W.*) Körperwand; (*Mes.dors.*) dorsales Mesenterium; (*Drm.*) Darm; (*Lbr.*) Mitteldarm-Drüsen; (*Comm.i.oes.*) Infraösophagealkommissur; (*A. Cirr.M*) und *I.Cirr.M.*) äußerer und innerer Tentakel-Muskel; (*N.A.N.*) Nebenarm-Nerv; (*Comm.s.oes.*) Supraösophagealkommissur. Vergrößerung 41-fach. (Nach Blochmann 1892)

Der erste Abschnitt liegt im Vorderleibe und ist unpaarig; er bildet *bei den Lingulidae* ein stark verzweigtes Hohlraum-System, das das verlängerte Epistom ausfüllt und mit der übrigen Leibeshöhle in Verbindung steht (Figur 159). *Bei den anderen Familien* scheint es nicht zur Bildung von Hohlräumen zu kommen: bei ihnen ist das Epistom von Bindegewebe erfüllt.

Der zweite Abschnitt ist paarig. Die beiden Säcke stoßen in der Median-Ebene zusammen und bilden dorsal und ventral vom Darmrohr Mesenterien, die jedoch *anscheinend nur bei den Craniidae* noch vollständig vorhanden sind. Diese Höhle sondert sich in verschiedene Kammern, von denen die zentralen Teile den Ösophagus umgreifen, und von denen die peripheren in die Arme als Arm-Kanal und als Nebenhöhle eindringen. Während die Nebenhöhle jedes Armes in sich geschlossen ist und als »Wasser-Achse« wirkt (Figur 174, *Großer Armsinus*; Figur 178, *Gr. As*), bildet der Arm-Kanal denjenigen Hohlraum, in dem die Zölom-Flüssigkeit mit der der anderen Räume des Körpers zirkuliert (Figur 159). Der Arm-Kanal gibt in jeden Tentakel einen blind geschlossenen Kanal ab, dessen Epithel Muskelfasern bildet, die den Tentakel beugen und wieder aufrichten.

Auch das Epithel des Arm-Kanals kann Muskeln bilden, und zwar haben *alle Tiere, deren Arme weder festgewachsen noch durch Kalk-Gerüste gestützt* sind, einen kräftigen Musculus brachialis.

Der dritte Abschnitt der Leibeshöhle ist ebenfalls paarig und bildet Mesenterien, die *bei den Craniidae* erhalten bleiben. Bei ihnen weichen die beiden Blätter um den Endabschnitt des Darmes auseinander und schließen dadurch eine »Analkammer« gegen die zentrale Höhle ab (Figur 160, *AK.*). Die Leibeshöhle entsendet in den Stiel eine Stielhöhle und in den dorsalen und in den ventralen Lappen des Kragens paarige Kragenhöhlen (Figur 223). Die Stielhöhle ist *bei den Lingulidae* sehr geräumig und von Muskeln erfüllt (Figur 166 und 167). *Bei den übrigen Brachiopoda* (die einen Stiel ausgebildet haben) ist der Stiel völlig von Bindegewebe erfüllt, und das Zölom-Epithel bedeckt den distalen Teil des Stieles (Figur 168). Die Kragenhöhlen stehen durch eine kleine Öffnung mit der zentralen Höhle in Verbindung (Figur 223, *O.S.*) und sind *je nach der Gattung* verschieden gestaltet. Der ursprüngliche Plan zeigt einen einfachen Kanal, der rechts und links von der Medianen, sowohl in den dorsalen wie in den ventralen Lappen eindringt. Dieser Kanal gibt zunächst einen Zweig ab, der sich nach hinten wendet. Die weitere Differenzierung wird durch eine weitgehende Verästelung hervorgerufen. — Das Epithel kann einzelne Muskelfasern wie auch zusammengesetzte Muskelbündel bilden; und zwar erzeugen die Zellen kontraktile Fibrillen, die sich *bei den Terebratulidae und Rhynchonellidae* teilweise zu Sehnen umwandeln. Das Epithel der Leibeshöhle ist an bestimmten Stellen unterbrochen und von dem Geschlechts-Epithel verdrängt (Figur 201 und 202).



Figur 160. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Craniidae). — *Crania anomala* Müller: *Hinterleib des Körpers.* Querschnitt. Die Darmschleife ist 3-mal getroffen. Die Mesenterien (*Mes. dors.*) und (*Mes. ventr.*) weichen in der Nähe des Darmes auseinander und bilden die Analkammer (*A.K.*). (*L.H.*) Leibeshöhle; (*Ep.S.*) Epithel des ventralen Kragens, das dem Schilde anlag; (*protr.an.*) Musculus mesenterialis. Vergrößerung 41-fach. (Nach Blochmann 1892)

Die 3 Abschnitte der Leibeshöhle stehen miteinander in Verbindung; die Zölom-Flüssigkeit wird von den Wimpern des Epithels in steter Bewegung gehalten und in bestimmten Richtungen geleitet (Figur 223).

Vom Darm aus heben sich Falten ab, die jedoch kein entodermales Zellmaterial mehr erhalten, und die zu den seitlichen Leibeswänden hin ziehen. Auf diese Weise entstehen die Gastroparietal- und Ileoparietalbänder, die ursprünglich in der (rechts—links und vorn—hinten schneidenden =) frontalen Ebene liegen. Die Bänder sind meist stark verändert, übernehmen neue Funktionen und können teilweise oder ganz zurückgebildet werden (Figur 184 *a* und 185 *a*, *gp.* und *ip*). *Bei den Lingulidae, Craniidae* (*und Thecideidae*?) wuchert der freie Rand des Ileoparietalbandes zu feinen Lappen und Lamellen aus, die das Gerüst für die Keimzellen bilden (Figur 202 und 206). In die Ileoparietalbänder sind außerdem *bei allen Brachiopoda* die Trichter der Exkretions-Organe eingelagert, außerdem begleiten diese Bänder aber noch die Ausfuhrkanäle. Tritt nun noch ein zweites Paar der Exkretions-Organe auf (wie *bei den Rhynchonellidae*), so liegen die Trichter dieses Paares in den Gastroparietalbändern (Figur 158).

Die Flüssigkeit der Leibeshöhle ist bisher nur einmal (an *Terebratalia coreanica* Adams & Reeve durch Ohuye 1936) untersucht worden. Ohuye konnte 6 verschieden geformte Bestandteile feststellen, die er als (1) hyaline, (2) grobkörnige, (3) feinkörnige, (4) rotkörnige, (5) orangekörnige und (6) braunkörnige Amöbozyten bezeichnete. Die physiologischen Sonder-Aufgaben dieser Zellen sind aber noch unbekannt.

Gewebe

Alle Gewebe der Brachiopoda bestehen aus Epithelien oder sind Produkte der Epithelien. Der Entwickelungsgeschichte als Einteilungsgrund folgend werden die Epithelien in Ektoderm, Mesoderm und Entoderm gegliedert; dazu kommen aber noch die Geschlechts-Zellen, die als besondere Körperelemente den 3 Epithelien gegenüber stehen.



Figur 161. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — *Discinisca lamellosa* Broderip: *Radialschnitt durch den äußeren Teil des Kragenrandes.* Der *Pfeil* zeigt in die chitinogene Rinne, in derem Grunde das Periostracum gebildet wird. (*Ep.S.*) Epithelschicht des Kragens, die dem Schilde anliegt; (*Ep.I.*) Epithelschicht des Kragens, die den Armen zugewendet ist und mit dem Meereswasser in Berührung kommt; (*Stz.*) Stützsubstanz. Vergrößerung 200-fach. (Nach Blochmann 1900)

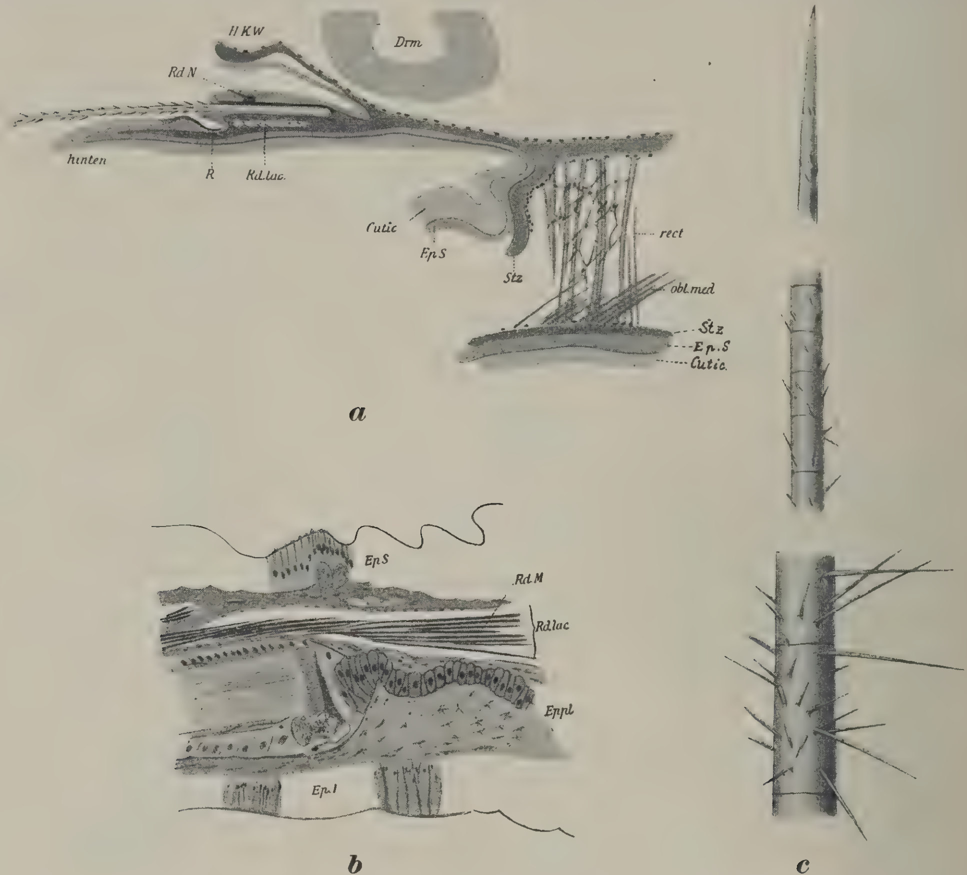


Figur 162.

Figur 162. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Craniidae). — *Crania anomala* Müller: *Längsschnitte durch die Spitze und Basis einer Kragen-Papille aus der Nähe des Randes.* (*Ep.I.*) Epithel des Kragens, das der Kragenhöhle zugekehrt war; (*Ep.S.*) Epithel des Kragens, das dem Schilde anlag; (*Sec.z.*) Sekretzelle; (*Stz.*) Stützmembran. (Nach Blochmann 1892)

Das Ektoderm ist stets 1-schichtig. Je nach seiner Lage und Funktion sind seine Zellen verschieden. Überall dort, wo das Meerwasser das Epithel berührt, sind die Zellen hoch und tragen je 1 Wimper (Figur 222 ***e***). Zwischen den Wimper-Zellen sind noch Sekret-Zellen in das Epithel eingelagert (Figur 175 ***b***). (Nähere Angaben finden sich besonders bei Blochmann 1892, 1900 und van Bemmelen 1883). — Aus dem Ektoderm gehen Nerven-System, Borsten und Schutz-Schilde (also Kutikula, Kalkschichten und organische Grund-Substanz) hervor. Das Nerven-System liegt fast immer zwischen den Epithel-Zellen und sendet nur selten Ausläufer in andere Gewebe (Figur 174). Die Kutikula wird an wenigen ganz bestimmten Stellen von Epithel-Zellen abgesondert (chitinogene Rinne, Figur 161, *Pfeil*). Diese Rinne umgrenzt den Teil des Epithels, der den Schild abscheidet. Hier kommen vor allem hohe Zellen vor, an deren Basis Zwischenräume liegen. Häufig sind dort Sekret-Zellen in das Epithel eingefügt. Aus dieser Zellschicht ragen einige Zellen hervor, die die Poren in den Schilden erfüllen. *Je nach der Familie* sind diese Kragen-Papillen verzweigt oder röhrenförmig. Sie bestehen

meistens aus einer, selten aus mehreren Zellen, deren Inhalt aus Sekretkugeln gebildet wird. Die Bildung der Schilde ist noch ebenso unbekannt, wie die Aufgabe der Kragen-Papillen. *Unter den heute lebenden Brachiopoda* kommen *nur bei den Rhynchonellidae* keine Papillen vor; dagegen finden sich entsprechende Papillen



Figur 163. Vermes oligomera: Brachiopoda (Lingulidae). — *Discinisca lamellosa* Broderip. ***a*** *Sagittalschnitt durch die Hinterwand des Stieles, die hintere Körperwand* (*H.K.W.*) *und den hinteren Kragenrand.* (*Cutic.*) Kutikula; (*Drm.*) Darm; (*Ep.S.*) Epithelschicht, die die chitinigen Bauteile (Schilde, Kutikula, Periostracum, Borsten) bildet; (*H.K.W.*) hintere Körperwand; (*obl.med.*) innerer schiefer Stielmuskel; (*R.*) chitinogene Rinne; (*Rd.lac.*) Randlakune; (*Rd.N.*) Randnerv; (*rect.*) Musculus rectus des Stieles; (*Stz.*) Stützsubstanz. Vergrößerung 300-fach. (Nach Blochmann 1900). — ***b*** *Radialschnitt mit dem Grunde einer Borstentasche.* Das hintere Ende der Borste wird von einer großen Zelle umfaßt. (*Eppl.*) die noch weiter einwärts sich fortsetzende Epithelplatte; (*Ep.S.*) Epithelschicht des Kragens, die dem Schilde anlag; (*Ep.I.*) Epithelschicht des Kragens, die den Armen zugewendet war und mit dem Meereswasser in Berührung kam; (*Rd.M.*) Randmuskeln; (*Rd.lac.*) Randlakune. Vergrößerung 200-fach. (Nach Blochmann 1900). — ***c*** *Teile der Borsten.* Vergrößerung 150-fach. (Nach Blochmann 1900)

bei der Muschel Sphaerium (Musculinum, Cyclas, Calyculina) lacustre Müller (Schröder 1907). An den Ansatzstellen der Muskeln sind die Epithel-Zellen zu »Haftzellen« umgewandelt. Der Rand des Kragens ist *bei den Lingulidae*, aber auch *bei einigen wenigen Arten anderer Familien* — zum Beispiel bei *Chlidonophora chuni* Blochmann — mit Borsten besetzt (Figur 152 und 153). Diese Borsten entstehen in Follikeln, deren Grund von einer Riesen-Zelle eingenommen wird, die sich kappenförmig um die Basis der Borste legt (Figur 163 ***b***). Die Follikel

liegen nebeneinander in einer Epithelplatte, die in die Stützsubstanz eingesenkt ist und aus einer Schicht zylindrischer Zellen besteht. Die fein-streifige Borste scheint aus vielen einzelnen Fasern zusammengesetzt zu sein, und außerdem füllen sich ihre feinen Kapillarröhrchen nach dem Austrocknen mit Luft. Die Borsten sind mit Dornen besetzt, die von der Spitze her an Größe zunehmen und meistens zurückgebogen sind. In etwa gleichen Abständen sind die Borsten von feinen Ringen umgeben (Figur 163 *c*).

Das Mesoderm besteht aus einer einfachen Zell-Schicht, deren Zellen je 1 Wimper tragen. Dieses Epithel hat fast überall das gleiche Aussehen; es kann sich jedoch zu Muskelfibrillen umwandeln. Die Muskelfasern entstehen überall dort, wo sie gebraucht werden, und zwar treten sie als einzelne Fasern oder als zusammengesetzte Muskelbündel auf. (Näheres im Abschnitt Muskulatur.) — Überall dort, wo ein mesodermales Epithel und irgendein anderes Epithel mit ihren Basen zusammenstoßen, erzeugen sie eine Grenzmembran, die durch ihre Elastizität ein inneres Skelett, »Stützsubstanz«, darstellt (Figur 163 *a*, *Stz*; Figur 198 und 199, *Stük* und *Stü.Ka.*; Figur 202 bis 206, *Stüs*). Sie ist gewöhnlich nur sehr dünn, kann aber beträchtlich dick werden, so erfüllt sie zum Beispiel *bei den Lingulidae* einen großen Teil der Arme und gibt diesen ihre Festigkeit (Figur 174 und 178). Alle Autoren beschreiben ein weitmaschiges Netz von lose miteinander verbundenen, verästelten Bindegewebs-Zellen in einer homogenen Grundmasse. Während diese Zellen überall in der Stützsubstanz gefunden wurden, kommen an einigen Stellen auch noch lange, spindelförmige Fasern vor. Blochmann (1892) konnte beobachten, daß diese Fasern in den zentralen Teilen des Kragens ungeordnet durcheinander lagen, während sie in den peripheren Zonen radiär verlaufen; an den Kragenhöhlen kommen sie jedoch nicht zur Ausbildung. Hieraus schloß er, daß die Fasern früher Muskelfibrillen gewesen seien, die zu einer Zeit angelegt worden sind, als der Kragen-Lappen noch völlig von einer Nebenhöhle des zentralen Zöloms ausgehöhlt war. Dann sind im Laufe der ontogenetischen Entwickelung die äußere und die innere Schicht miteinander bis auf die Kragenhöhlen verwachsen und die früheren Muskel-Fibrillen des Zölom-Epithels sind degeneriert; in den Kragenhöhlen haben sie jedoch ihren ursprünglichen Charakter behalten. — In der Stützsubstanz werden *bei vielen Terebratulidae* Kalkplättchen gebildet, die an bestimmten Stellen des Körpers (in den spiraligen Teilen der Arme die Kalkgerüste ersetzen oder über den Kragenhöhlen zur Festigung der Stützsubstanz) eingelagert sind. Diese Spicula sind flach und zierlich verzweigt und können miteinander verschmelzen; sie haben jedoch *innerhalb einer Art* an einander entsprechenden Stellen stets die gleiche Form und sind dadurch systematisch bedeutungsvoll (Figur 165). Jedes Spiculum ist ein optisch einheitlicher Kalzitkristall, dessen optische Achse etwa senkrecht zur Fläche

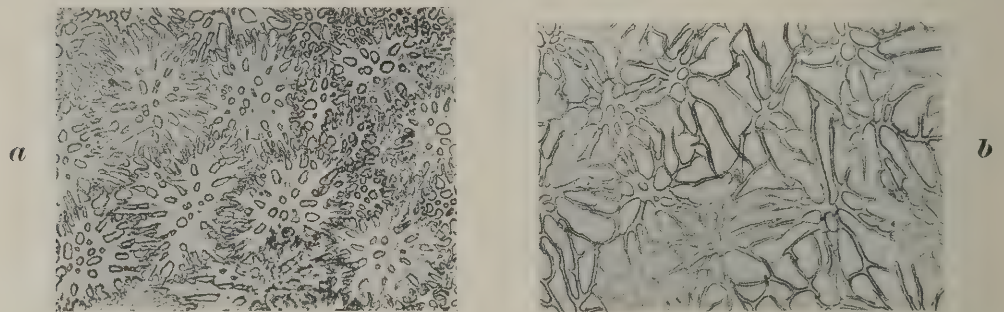


Figur 164. Vermes oligomera: Brachiopoda (Craniidae). — *Crania anomala* Müller: *Stützsubstanz aus der Nähe des Randes.* Flächenpräparat. Die Fibrillen sind radiär angeordnet. (Nach Blochmann 1892)

steht (das heißt: die Spicula zeigen in Flächenansicht über dem Polarisator unter allen Azimuten hohe und gleiche Lichtbrechung, zwischen gekreuzten Nikols also geringe Helligkeit und konoskopisch negativ einachsige Bilder). In seltenen Fällen kann die optische Achse auch andere Winkel zur Fläche einnehmen und sogar parallel zu ihr liegen. Im Unterschiede zu den Kalkgerüsten entstehen die Spicula in Zell-Syncytien.

Das Entoderm ist nur auf den Darmkanal beschränkt (und wird dort behandelt).

Im Gegensatz zu der Meinung der Autoren scheinen uns die Geschlechts-Zellen nicht aus dem Epithel des Mesoderms hervorzugehen. Sie liegen an bestimmten Stellen des Zöloms des Hinterleibes und verdrängen dort das Epithel.



Figur 165. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — ***a*** *Terebratulina retusa* Linnaeus: *Spicula* der rechten ventralen Körperwand. ***b*** *Terebratulina septentrionalis* Couthouy: *Spicula* von der rechten Seite des ventralen Kragens am Übergang zur Körperwand. (Nach Blochmann 1908)

Ihr allmählicher Übergang in Epithel-Zellen legte zwar die Vermutung nahe, daß sich die Gameten aus Epithel-Zellen entwickeln (Figur 201), aber ihr ganzes Verhalten spricht gegen diese Annahme (Figur 202). Untersuchungen an *Larven* würden diese Frage klären.

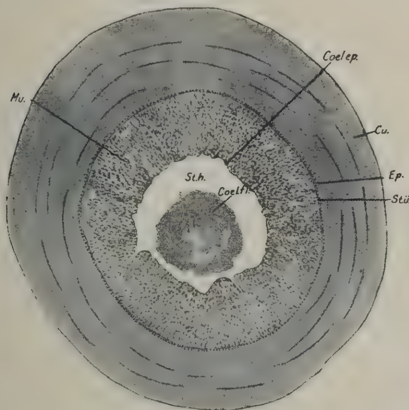
Schutzhülle, Verkrustung der Kutikula

Die Schutzhülle wird nur vom Hinterleib gebildet und läßt in der Umhüllung des Stieles ihre ursprüngliche Form erkennen. An dem Weichkörper ist sie auf die des Stieles zurückzuführen, jedoch an den beiden Körperseiten (rechts und links) aufgespalten und daher in 2 voneinander unabhängige Schilde getrennt, die dem Körper vom Rücken und Bauch anliegen. Die Chitinschicht des Stieles geht in die der Schilde ohne Unterbrechung über, sie wird hier jedoch durch untergelagerte Substanzen versteift. Diese ursprüngliche Kutikula wird nur an wenigen bestimmten Stellen des Körpers gebildet und wird mit fortschreitendem Größen-Wachstum des Tieres beständig von diesen Zellpartien abgesondert (chitinogene Rinne) (Figur 161, *Pfeil*).

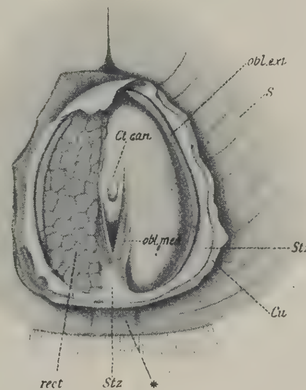
Die Beteiligung des ganzen unter der Schutzhülle liegenden Epithels am Dickenwachstum (Anlagerung) und an der Verhärtung dieser Schutzhülle ist für diese Betrachtung unwesentlich. Nach Hilger 1867, Schmiedeberg 1882 und Krukenberg 1885 besteht die Grundsubstanz aus Chitin, Schuchert bezeichnet sie 1913 als Ceratin. Die Chitinreaktion nach dem Verfahren von Schulze 1922 zeigte jedoch nicht die für Chitin typische Violettfärbung. Reichard wies — nach Behandlung mit Salzsäure — *bei* einem *terebratuliden Brachiopoden* salzsaures Glucosamin nach, das ein typisches Abbauprodukt des Chitins ist.

Der Stiel ist eine Ausstülpung der Wand des Hinterleibes. Er ist *bei den Lingulidae* voll entwickelt und seine Höhle wird von Muskulatur ausgefüllt. — *Bei den Terebratulidae und Rhynchonellidae* kommt es nicht mehr zur Ausbildung einer Stielhöhle, da das Zölom-Epithel nicht mehr in ihn vordringt; bei ihnen besteht der Stiel hauptsächlich aus einer Wucherung der Stützsubstanz. — *Die ausgewachsenen Tiere der Craniidae* und *Thecideidae* haben keinen Stiel. Stiel

Lingulidae. — *In diesen beiden Familien* ähneln die Stiele einander sehr und unterscheiden sich nur in der Länge sowie in der Ausbildung der Muskulatur. Von der Basis der physiologischen Unterseite (Hinterwand des Körpers bei *der linguliden Reihe,* Bauchwand des Körpers *bei der disciniden Reihe*) stülpt sich die Leibeswand wie ein Bruchsack nach außen und schnürt die Stielhöhle bis auf



Figur 166.



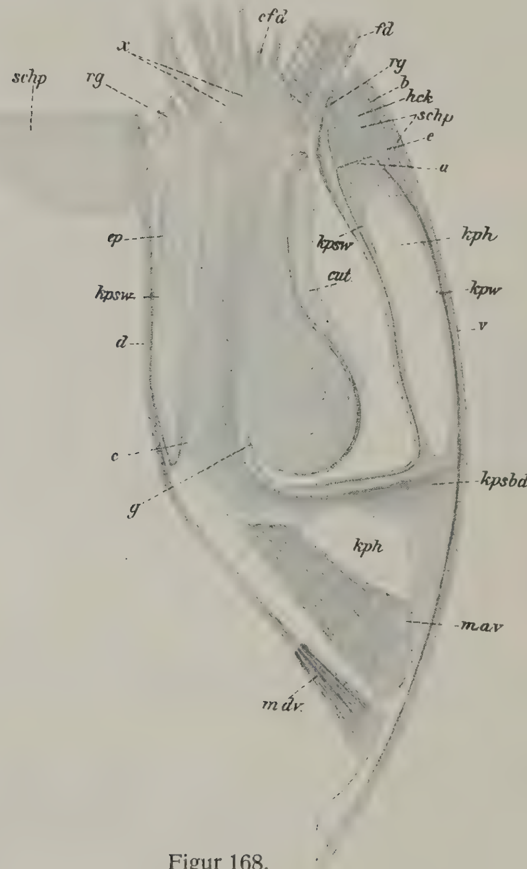
Figur 167.

Figur 166. Vermes oligomera: Brachiopoda (Lingulidae). — *Lingula-Spezies: Querschnitt durch den Stiel.* Übersichtsbild. (*Coel.ep.*) Zölom-Epithel; (*Coel.fl.*) Zölom-Flüssigkeit; (*Cu.*) Kutikula; (*Ep.*) Ektoderm; (*Mu.*) Längsmuskulatur des Stieles; (*St.h.*) Stielhöhle; (*Stü.*) Stützlamelle. (Nach Schaeffer 1926)

Figur 167. Vermes oligomera: Brachiopoda (Lingulidae). — *Discinisca lamellosa* Broderip: *Muskulatur des Stieles* von der Ventralseite. Die Haftfläche des Stieles ist abgetragen. (*Cu*) Kutikula der Stielwand; (*obl.ext*) äußere schiefe Muskeln; (*obl.med*) innere schiefe Muskeln; (*rect*) Musculus rectus des Stieles (der linke — in der Abbildung rechts — ist abgetragen); (*Stz*) Stützsubstanz der Stielwand; (*) Fortsetzung der Kutikula des Stieles nach dem hinteren Schildrande; (*Ct. can.*) Stielkanal; (*S.*) Bauchschild. Vergrößerung 3-fach. (Nach Blochmann 1900)

einen dünnen Kanal (Stielkanal, Figur 167, *Ct. can.*) von der eigentlichen Höhle des Hinterleibes ab. Die Stielwand besteht daher auch aus denselben Geweben wie die Leibeswand des Körpers: ektodermales Epithel, mesodermales Epithel, zwischen beiden die Grenzmembran (Stützsubstanz). Diese 3 Schichten setzen sich vom Hinterleib auf den Stiel ohne Unterbrechung fort (Figur 163 *a*). Das ektodermale Epithel ist unter einer Kutikula geschützt, die durch Anlagerung stark verdickt wird und dadurch fein konzentrisch geschichtet ist (Figur 166). »Außerdem beobachtet man, jedoch nicht überall mit derselben Deutlichkeit, eine feine Streifung senkrecht zur Oberfläche, was möglicherweise auf eine prismatische Absonderung von seiten der Epithel-Zellen zu beziehen ist« (Blochmann 1900). Diese Kutikula entspricht den Schilden und leitet auch direkt in sie über. Das mesodermale Epithel wandelt sich teilweise zu randständigen Muskelfasern um, die *bei der linguliden Reihe* in entgegengesetzt gewundenen

Schraubenlinien angeordnet sind. Die einzelnen Fasern sind lang und nur mit ihren Enden an der Stützsubstanz befestigt, so daß ihre Kontraktion eine Verkürzung und gleichzeitig eine Verkleinerung des Umfanges des Stieles bewirkt. Die Zellen des mesodermalen Epithels entsenden lange Fortsätze durch die Muskelschicht hindurch bis zur Stützsubstanz. Die Nerven des Stieles (Nervus pedunculis) liegen im ektodermalen Epithel, durchdringen die Grenzmembran und versorgen die Muskeln.



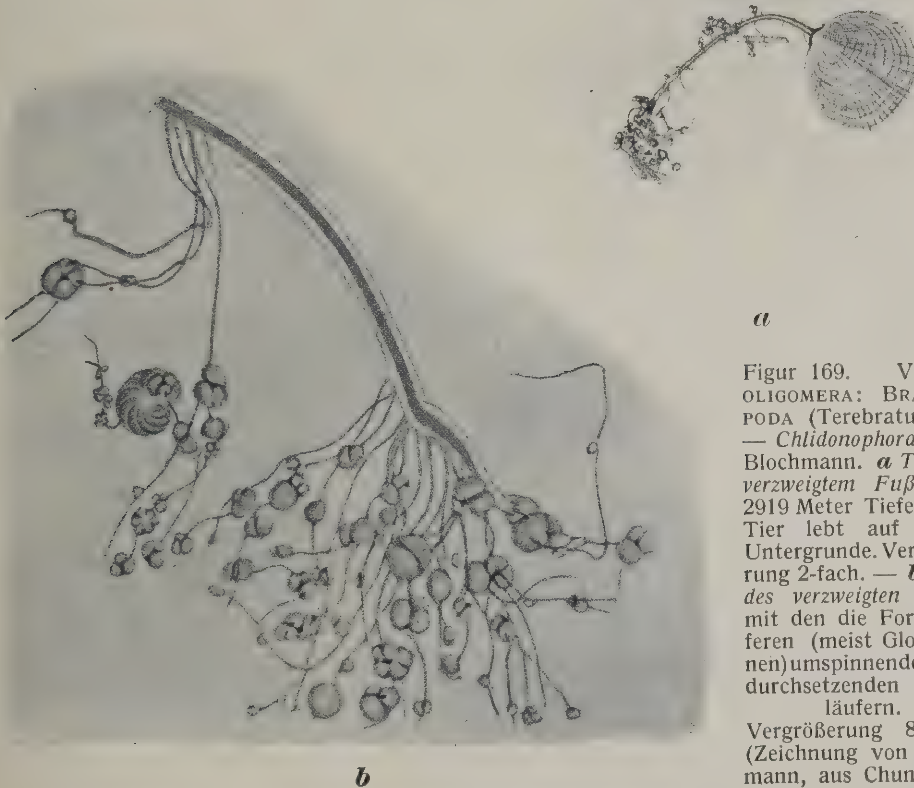
Figur 168.

Figur 168. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — *Terebratulina retusa* Linnaeus: *Längsschnitt durch den Stiel-Apparat*, nicht ganz median geschnitten und schematisiert. (*a*) basaler Teil des »Hakens« (= Verdickung des Schildes); (*b*) Grenzlinie des Hakens gegen die äußere Schicht des Schildes; (*c*) diejenige Stelle am Übergange des Stieles zur Kapsel, wo das Endothel in die Bindegewebs-Zellen des Stieles übergeht; (*cfd*) zentrales Haftfädchen; (*cut*) Kutikula; (*d*) dorsale Seite; (*e*) die keilförmige Fortsetzung des Hakens; (*ep*) Epithel; (*fd*) Haftfädchen oder Haftpapillen; (*g*) Ansatz des Stielbulbus; (*hck*) die Hakenbildung am Bauchschild; (*kph*) Körperhöhle; (*kpsbd*) Kapselband; (*kpsw*) Kapselwand; (*kpw*) Körperwand; (*m.a.v.*) Musculus longitudinalis ventralis; (*m.dv.*) Musculus transversus posterior; (*rg*) Kapselring; (*schp*) Mantelpapillen; (*v*) ventrale Seite; (*x*) die nach innen gekehrten Verdickungen der Stielspitze. (Nach Ekman 1896)

Bei der disciniden Reihe kommen zu der Wandmuskulatur noch 3 Muskel-Paare innerhalb des Stieles hinzu, die um die Medianebene symmetrisch angeordnet sind (Figur 167). Die kräftigen geraden Stielmuskeln (Musculus rectus pedunculi) füllen fast ganz das Stiel-Lumen aus; sie inserieren an der Stielbasis, lassen jedoch den Stielkanal frei und befestigen sich an der Endplatte des Stieles. Die inneren schiefen Stielmuskeln (Musculus obliquus medius pedunculi) ziehen von den Seitenwänden des Stielkanales zu der hinteren Stielwand und die äußeren schiefen Stielmuskeln (Musculus obliquus externus pedunculi) verlaufen längs der Stielwand wieder von der Basis zum Grunde des Stieles. Da sie aber von hinten oben nach vorn unten gerichtet sind, kreuzen sie den Faserverlauf der Wandmuskulatur. Der Stiel kann verkürzt und ausgestreckt werden; außerdem lassen sich geringe Drehungen und Neigungen ausführen. Ein Sphincter des Stielkanals kann die Stielhöhle gegen die Körperhöhle verschließen; auf diese Weise kommt der Zölom-Flüssigkeit eine hydrostatische Aufgabe zu.

Die ***Craniidae*** haben *im ausgewachsenen Zustande* keinen Stiel. Ob während der Entwickelung ein Stiel *in der Larven-Periode* angelegt wird, kann noch nicht entschieden werden, da die Larve dieser Tiere noch nicht bekannt ist.

Es ist jedoch leicht anzunehmen, da *bei den* ***Thecideidae*** ein larvaler Stiel vorhanden ist, während er *beim erwachsenen Tiere* zurückgebildet wird (Figur 221 ***d*** und ***e***, letzter Körperabschnitt).



Figur 169. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Chlidonophora chuni* Blochmann. ***a*** *Tier mit verzweigtem Fuße* aus 2919 Meter Tiefe. Das Tier lebt auf losem Untergrunde. Vergrößerung 2-fach. — ***b*** *Ende des verzweigten Fußes* mit den die Foraminiferen (meist Globigerinen) umspinnenden oder durchsetzenden Ausläufern. Vergrößerung 8-fach. (Zeichnung von Blochmann, aus Chun 1900)

Terebratulidae und ***Rhynchonellidae.*** — Innerhalb beider Ordnungen sind die Stiele *der einzelnen Arten* nicht sehr voneinander verschieden. *Bei einigen Arten* kann der Stiel jedoch entweder ganz fehlen oder frühzeitig reduziert werden.

Der Stiel entspringt an der Spitze der ventralen Fläche. Da das mesodermale Epithel jedoch nicht in den Stiel selbst hineinreicht, wird er nur aus dem ektodermalen Epithel, der Kutikula und der Stützsubstanz aufgebaut. Er enthält darum auch keine eigene Muskulatur, sondern wird durch die Körper-Muskulatur bewegt. Die Basis, die die Grenze zwischen Weichkörper und Stiel darstellt, ist in das Körper-Innere etwas zurückgezogen (Figur 168). Dadurch wird um den proximalen Teil des Stieles eine Hülle der zurücklaufenden Körperwand (»Kapsel«) gebildet. An dieser Stelle läßt sich auch der Übergang der 3 Bau-Elemente des Stieles in die des Hinterleibes verfolgen. *Bei älteren Tieren* geht jedoch der Übergang von der Kutikula des Stieles in die des Schildes durch Abnutzung verloren. Am Stiel lassen sich 2 Arten der Kutikula unterscheiden: die äußere

Schicht ist sehr dünn und wird wahrscheinlich an der Stielbasis gebildet; die innere Schicht ist sehr dick und bildet den Hauptteil der Stiel-Hülle. Nach Ekman 1896 entsteht es »durch eine allmähliche Chitinisierung der Spitzen der darunter befindlichen Epithelzellen«. Und zwar sieht Ekman in dieser Annahme eine Erklärung für die sowohl fein radiäre als auch konzentrische Streifung der Kutikula.

Die Epithel-Zellen sind von homogenem Protoplasma erfüllt mit Ausnahme jener Stellen, die die Kutikula erzeugen. In ihnen hat Ekman bereits jene feine Streifung gesehen, die sich auf die Kutikula fortsetzt. Die Stützsubstanz besteht aus einem Bindegewebe, das von zahlreichen Kanälchen durchzogen ist. Die Kanäle sind von Bindegewebs-Zellen und »Bläschen-Haufen« erfüllt. Ekman nimmt an, daß diese Haufen aus zusammengeballten Bindegewebs-Zellen entstehen, und daß ihnen »wahrscheinlich bei der Funktionsveränderung der Epithel-Zellen von der Bildung einer Chitinart zur Bildung der anderen irgendeine Funktion« zukommt. Dieser Prozeß tritt bei der Neubildung von Haftfäden ein, die



Figur 170. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Terabretulina retusa* Linnaeus. **a** *Längsschnitt durch den Stiel-Apparat*, um die Lage der Muskeln zu zeigen; seitlich geschnitten. Die Sehnen der Muskeln sind dunkler schattiert als das übrige Bindegewebe. (*fd.*) Haftfädchen; (*m.a.d.*) Musculus longitudinalis dorsalis; (*m.a.v.*) Musculus longitudinalis ventralis; (*v*) ventrale Seite. Vergrößerung etwa 2,5-fach. — **b** *Stiel von der ventralen Seite.* (*bl.*) Stielbulbus; (*fd.*) Haftfädchen; (*m.a.d.*) Musculus longitudinalis dorsalis; (*m.a.v.*) Musculus longitudinalis ventralis. Etwas vergrößert. (Nach Ekman 1896)

von der Epithelschicht her durch die Kutikula hindurch wachsen. Die äußere Kutikulaschicht der Haftfäden scheint nicht völlig fest zu sein; sie ist säurehaltig und kann daher Kalke und säurelösliche Chitine lösen. Die Zahl der Haftfäden schwankt bei *Terebratulina retusa* Linnaeus zwischen 50 und 100. Im Aufbau zeigen sie dieselben Bau-Elemente wie der Stiel. Bei der Tiefsee-Form *Chlidonophora chuni* Blochmann, die auf weichem Tiefsee-Schlamm lebt, hat Blochmann besonders stark entwickelte Haftfäden beobachtet, die dem Tier das Liegen auf dem weichen Substrat ermöglichen (Figur 169).

Durch die »Kapsel« ist die Möglichkeit der Bewegung des Stieles stark eingeschränkt. Außer geringen Drehungen um seine Achse (durch die Musculi longitudinales dorsalis, Figur 168 und 170, *mad*) kann er auch in der Bauch- und Rückenebene (durch die Musculi longitudinales ventralis, Figur 168 und 170, *mav*) bewegt und schließlich auch etwas aus der Kapsel vorgestreckt und eingezogen werden (durch indirekte Wirkung der Musculi transversi posteriores externi, Figur 168, *mdv*, und der Musculi transversi posteriores interni).

Schilde — Die Schilde sind Absonderungen des äußeren Epithels des Hinterleibes. Sie bestehen aus einer Kutikula, die an bestimmten Stellen des Hinterleibes (chitinogene Rinne) gebildet wird, und die vom Epithel her durch Lagen von Kalk und organischer Substanz unterlagert und verstärkt wird. Die chemische Analyse der Schilde ergab folgende Zusammensetzung [die Zahlen bedeuten Prozent-Anteile, wobei jedoch die organische Substanz besonders angeführt worden ist (Clarke & Wheeler 1915)]:

	SiO_2	$(Al, Fe)_2O_3$	$MgCO_3$	$CaCO_3$	$CaSO_4$	$Ca_3P_2O_8$	Organische Substanz
Lingulidae:							
lingulide Reihe:							
Lingula „anatina“ Gmelin	0,91	0,54	2,70	1,18	2,93	91,74	40,00
Lingula unguis Linnaeus	0,50	0,29	0,79	4,25	4,18	89,99	39,50
discinide Reihe:							
Discinisca lamellosa Broderip	0,85	0,58	6,68	8,35	8,37	75,17	25,00
Craniidae:							
Crania anomala Müller	0,22	0,27	8,63	88,59	1,72	0,57	3,52
Terebratulidae:							
terebratulide Reihe:							
Gryphus cubensis Pourtalès	0,06	0,04	0,93	98,61	0,36	Spur	0,93
Terebratulina septentrionalis Couthouy	0,52	0,15	1,37	96,78	1,18	Spur	4,73
terebratellide Reihe:							
Laqueus californicus Koch	0,18	0,48	0,68	98,30	0,36	Spur	1,55
Rhynchonellidae:							
rhynchonellide Reihe:							
Hemithyris psittacea Gmelin	0,15	0,23	0,49	98,20	0,55	0,38	2,65

Die organische Grundsubstanz besteht aus salzsaurem Glucosamin, einem typischen Abbauprodukte des Chitins.

Wenn auch die erste Anlage der Schilde, das chitinige Protegulum, *bei allen Larven* der Brachiopoda gleich und an den Schilden *der erwachsenen Tiere* (bei gut erhaltenem Zustande) noch erkennbar ist, so unterscheiden sich die fertig ausgebildeten Schilde der einzelnen Familien untereinander sowohl im Aufbau als auch in der Struktur. Die Form ist von systematischem Wert für *die einzelnen Arten.*

Lingulidae. — Bereits in dieser — im übrigen sehr einheitlichen — Familie sind Aufbau und Struktur der Schilde sehr verschieden.

Die Schilde *der linguliden Reihe* bestehen aus abwechselnden Lagen von Chitin und (phosphorsaurem) Kalk, die parallel zur Kutikula liegen.

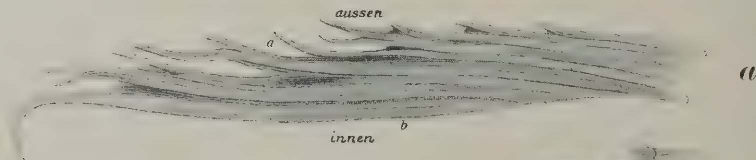
Die Prozentanteile der organischen Substanz zu der anorganischen sind bei der *linguliden Reihe* nicht konstant. So fand Hilger 1867 in 3 Fällen 26,4 Prozent, 37,6 Prozent und 48,9 Prozent organische Substanz. Betrachtet man Querschliffe durch die Schilde senkrecht zur Längsachse unter gekreuzten Nicols, so stellt man in den Chitin- und Kalklagen Auslöschung parallel zu den Schichtgrenzen fest. Über der Gipsplatte wechseln die Schichten in steigenden und sinkenden Farben; das heißt, gegenüber der Schichtgrenze verhalten sich die Chitinlagen positiv, die Kalklagen dagegen negativ. Diese Kalklagen zeigen bei Flächenansichten gleichmäßige Auslöschung. Aus diesen Tatsachen kann man Rückschlüsse auf »orientierte Ablagerung des Kalkes« machen (Schmidt 1924). Da bisher noch gar keine Untersuchungen über die physiologischen Prozesse vorliegen, die zur Bildung der Schilde führen, so läßt sich auf Grund dieses optischen Verhaltens bereits sagen, daß sowohl das Chitin als auch der Kalk jeweils nach der

Absonderung eine in sich homogene Masse zwischen den älteren Teilen des Schildes und dem sezernierenden Epithel darstellen, die erst sekundär und nach inneren Gesetzen erhärten. Die Schilde werden von feinen Röhrchen durchzogen, die vom Kragen-Epithel bis dicht unter die äußere Kutikulaschicht der Schilde reichen. Sie werden von den Kragen-Papillen des Epithels erfüllt, deren Lumen in den Kalklagen sehr viel weiter ist als in den Chitinlagen (Figur 171).

Die Schilde der Tiere *der disciniden Reihe* bestehen nur aus Chitinlamellen, die parallel übereinander gelagert sind, aber im Gegensatz zu den Schilden *der linguliden Reihe* schief von der Innenfläche allmählich zur Außenfläche verstreichen (Figur 172). In diese Lamellen sind reichlich phosphorsaure Kalke eingelagert. Das Verhalten dieser Schilde im polarisierten Lichte ist noch nicht nachgeprüft worden. Die Kragen-Papillen durchdringen die Schilde auf kürzestem Wege; sie verlaufen also nicht senkrecht zu den Lamellen. Im Gegensatz zu den Schilden *der linguliden Reihe* vereinigen sich stets mehrere Kragen-Papillen zur Oberfläche hin. Die Schilde werden aber auch hier von einer feinen Kutikula überzogen, an der ein periodisches Wachstum an konzentrischen Verdickungen (Anwachsstreifen) nachweisbar ist. Der Bauchschild ist flacher als der Rückenschild; außerdem ist er von seinem Hinterrande her tief eingeschlitzt, um den Stiel nach ventral durchtreten zu lassen.



Figur 171. Vermes oligomera: Brachiopoda (Lingulidae). — *Lingula murphiana* Reeve: *Querschliffe durch den Schild,* ***a*** 300-fach vergrößert, ***b*** 600-fach vergrößert. (Nach Blochmann 1900)



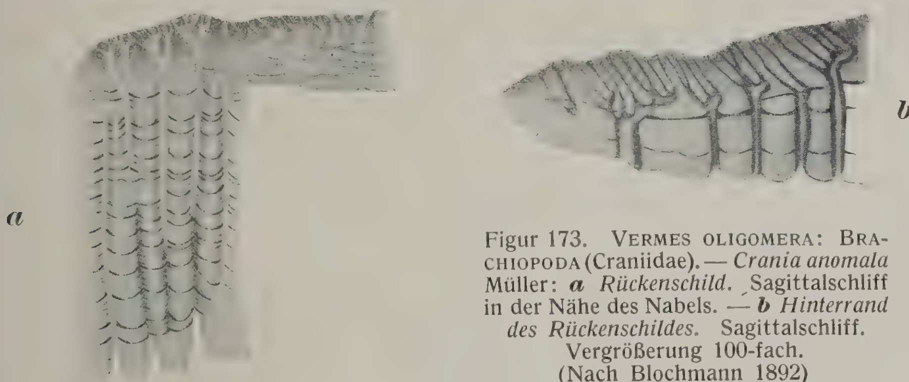
b

Figur 172. Vermes oligomera: Brachiopoda (Lingulidae). — *Discinisca lamellosa* Broderip. ***a*** *Querschliff durch den Rand des Bauchschildes.* Vergrößerung 24-fach. — ***b*** *Querschliff durch den Rand des Bauchschildes mit Poren-Kanälen.* Vergrößerung 130-fach. (Nach Blochmann 1900)

Craniidae. — Die Schilde *der Craniidae* sind zwar äußerlich ähnlich geformt wie die *der disciniden Reihe*, haben sonst aber nichts mit ihnen gemein. Allerdings fehlen noch exakte Untersuchungen über den Bau dieser Schilde, besonders über ihr Verhalten im polarisierten Lichte. Zwischen

feinen organischen Lamellen sind dicke Lagen von kohlensaurem Kalk eingeschlossen. Diese Lamellen verlaufen schief zur Oberfläche und sind in sich noch fein gestreift (Figur 173). »Diese Streifung darf wohl als der Ausdruck einer schichtenweisen Ablagerung betrachtet werden« (Blochmann 1892). An den Ansatz-Stellen der Muskeln stellen Kalk-Prismen die Verbindung zwischen Schild und Muskel her. Nach Blochmanns Ansicht (1892) wird jedes Prisma von einer einzigen Zelle des Kragen-Epithels gebildet. Die Schilde werden von einer dicken Kutikula überzogen.

Mit Ausnahmen der prismatischen Teile sind die Kalkschichten von Poren durchsetzt. Sie beginnen auf der Innenfläche mit weiten Öffnungen, verzweigen sich gegen die Außenfläche hin und enden als feinste Röhrchen unter der Kutikula.



Figur 173. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Craniidae). — *Crania anomala* Müller: ***a*** *Rückenschild.* Sagittalschliff in der Nähe des Nabels. — ***b*** *Hinterrand des Rückenschildes.* Sagittalschliff. Vergrößerung 100-fach. (Nach Blochmann 1892)

Figur 173.

Thecideidae. — Entsprechend den mangelhaften Untersuchungen über die Anatomie dieser Familie sind auch unsere Kenntnisse vom Bau der Schilde völlig unzureichend.

Da das Tier mit dem ventralen Schild festgewachsen ist, hat es den Stiel zurückgebildet. Der Rückenschild liegt als kleiner flacher Deckel auf dem großen tiefgewölbten Bauchschild und läßt sich um 90° gegen diesen aufklappen (Figur 187 ***b***). Denn beide Schilde sind miteinander in einer queren Gelenkachse verbunden. Auf der inneren Seite des Rückenschildes verlaufen Kalkspangen, die den Armen als Gerüste dienen (Figur 177). Von der inneren Seite des Bauchschildes ragen 2 äußerst dünne Kalkschalen in den Weichkörper hinein, die unter dem Gelenk an dem Schild befestigt sind. Diese beiden Schalen kommen *nur bei dieser Familie* vor und dienen den Musculi longitudinales ventralis als Ansatzflächen. Die übrigen Teile der inneren Seiten sind mit kleinen Kalkhöckern dicht besetzt. Die Poren für die Kragen-Papillen durchsetzen senkrecht und unverzweigt die Schilde.

Terebratulidae und ***Rhynchonellidae.*** — Die Schilde *der Terebratulidae und Rhynchonellidae* ähneln einander in den wesentlichen Punkten, sie unterscheiden sich aber völlig von denen *der übrigen Familien.*

Sie bestehen aus 3 deutlich voneinander getrennten und ungleich dicken Schichten: (1) einer Kutikula, (2) einer dünnen Faserschicht, die am Rande des Kragens erzeugt wird und deren einzelne Fasern parallel zur Oberfläche des Schildes verlaufen und (3) einer sehr dicken Prismenschicht, deren einzelne Teile den Schild senkrecht durchlaufen, und die vom ganzen Epithel abgesondert wird.

Die Kutikula scheint aus einer chitinigen Grundmasse zu bestehen, in die aber Kalke eingelagert sind.

Die Faserschicht wird aus feinen einzelnen Kalkfasern gebildet, die parallel der Kutikula zum Schildrande verlaufen. Diese ganze Schicht ist in sich wieder fein geschichtet. Innerhalb einer solchen feinen Lage verlaufen die Fasern etwa parallel und sind durch Längsleisten miteinander verzahnt; in übereinander liegenden Lagen kann die Faserrichtung aber wechseln. Der Querschnitt der Fasern ist gegen die Oberfläche abgeplattet.

Konoskopisch zeigen Flachschliffe negativ einachsige Bilder. Innerhalb der Fasern liegt die optische Achse senkrecht zur Abflachung. In dieser Richtung löschen die Fasern bei orthoskopischer Betrachtung unter allen Azimuten aus, während sie von der Kante gesehen bei geeignetem Azimut kräftig doppelbrechend sind. Dieser Winkel zur Längsachse ist nicht konstant, das heißt »daß die optische Achse nicht stets genau senkrecht auf der Abflachungsebene der Faser steht, sondern manchmal erheblich, und zwar in beliebiger Richtung gegen die Normale geneigt ist« (Schmidt 1924). Im Gegensatz zu der Schicht der Prismen verlaufen die Kragen-Papillen hier zwischen den Fasern hindurch und rufen dadurch kleine, halbkreisförmige Aussparungen hervor.

Die Prismenschicht wird aus parallel zueinander stehenden Kalkindividuen gebildet. Jedes Prisma löscht im polarisierten Lichte ungefähr parallel zur Längsachse aus. Der Hauptschnitt liegt — nur über dem Polarisator betrachtet — in der Längsachse des Prismas. Optische und morphische Hauptachse sind nicht identisch. Dieses ergibt sich auch aus der orthoskopischen Betrachtung von Flach-(Tangential-)schliffen durch die Prismenschicht. Denn einzelne Felder bleiben unter allen Azimuten gleich hell, andere wechseln bei Drehung um 360° 4-mal von hell auf dunkel. Die negativ 1-achsigen Bilder im Konoskop wechseln plötzlich beim Verschieben des Schliffes. Das optische Verhalten dieser Prismen entspricht dem der Kalzit-Prismen *der Muscheln*; es fehlt jedoch die Wachstumsstreifung.

Die Poren der Kragen-Papillen verzweigen sich (ähnlich wie *bei den Craniidae*) zur Außenseite hin, enden jedoch mit einem Endkölbchen unter der Kutikula. Die Porenkanäle durchdringen innerhalb der Prismenschicht die einzelnen Kalkprismen; sie können aber auch von einem Prisma in ein anderes übergehen. Die Zahl der Poren auf einer Flächeneinheit ist innerhalb einer Art annähernd konstant und unterscheidet sich von *der anderer Arten*. Sie hat darum systematischen Wert. Jedoch ist dabei stets genau die ausgezählte Stelle anzugeben, da die verschiedenen Partien der Schilde ungleichwertig sind.

Der Aufbau der Schilde *der Rhynchonellidae* scheint dem *der Terebratulidae* in allen wesentlichen Zügen zu gleichen. Jedoch unterscheiden sie sich dadurch von ihnen, daß sie nicht von Poren der Kragen-Papillen durchsetzt sind.

Die Schilde sind meistens streng symmetrisch zur Medianebene gebaut. Ausnahmen sind nur *von ausgestorbenen Formen* bekannt: zum Beispiel von *den Richthofenien*, die durch übermäßige Verdickung des Bauchschildes mit den Hippuriten und Rudisten konvergent waren. Trotz dieser äußeren Ähnlichkeit waren sie jedoch nicht mit diesen Tieren verwandt, da die Hauptachsen dieser Formen ungleichwertig waren. Ein anderes Beispiel bildet *Streptis grayi* Davidson, deren rechte und linke Seite gegeneinander versetzt sind. Schwächer ausgeprägte

Asymmetrie wird *bei einigen Arten* hervorgerufen, die mit dem Bauchschild auf dem Untergrunde festwachsen und sich der Form des Substrates anpassen. Obwohl dieses Anwachsen *unter den rezenten Brachiopoda* in erster Linie nur noch *bei den Craniidae* und *Thecideidae* vorkommt, sind ähnliche Fälle aus der Paläontologie auch *von mehreren Arten der Terebratulidae* und *Rhychonellidae* bekannt.

Der Bauchschild ist *bei den Terebratulidae* und *Rhynchonellidae* stets größer und stärker gewölbt als der Rückenschild. Dieses Verhältnis kann soweit führen, daß der Rückenschild als flacher Deckel auf dem stark ausgebuchteten Bauchschild liegt. Der Unterschied wird aber gewöhnlich noch dadurch besonders betont, daß der hintere Teil des Bauchschildes zu einem hohlen »Schnabel« ausgezogen ist. Je nach dem Grad der Krümmung, in dem der Schnabel zum Rückenschild gebogen ist, wird er als annähernd gerade (0^0 bis etwa 20^0), suberekt (bis etwa 45^0), erekt (bis etwa 90^0), schwach zurückgebogen (bis etwa 135^0) oder stark zurückgebogen (über 135^0) bezeichnet. Die Spitze des Schnabels (Apex oder Umbo) kann erhalten sein (apicat) oder er kann durch Abnutzung oder durch das Stielloch verschwunden sein (truncat). Am freien Rande dieses Schnabels entsteht — bei fortschreitendem Wachstum — ein medianer Schlitz (Delthyrium) für den hier durchtretenden Stiel; diese Lage wird als gastrothyrid bezeichnet. Nur selten greift diese Aussparung für den Stiel auch auf den Rückenschild über; zum Beispiel *bei der Gattung Platidia* Costa und *den ausgestorbenen Porambonites*, und heißt dann notothyrid. In wenigen Fällen ist eine Aussparung für den Stiel sowohl im Bauchschilde als auch im Rückenschilde vorhanden (symbolothyrid). Im Gegensatz zu dem offenen Delthyrium des Bauchschildes (delthyrid) kann durch einen sekundären Verschluß dieses Schlitzes eine Aussparung im Rückenschild geschaffen werden (amphithyrid oder sekundär symbolothyrid), wie zum Beispiel *bei den Gattungen Amphithyris* Thomson, *Platidia* Costa und *Pantellaria* Dall.

Die zum Rückenschild gewendete Fläche des Schnabels ist häufig durch deutliche Schnabelkanten gegen den Bauchschild abgegrenzt. Die eingeschlossene Fläche heißt Area: Kardinalarea *bei Thecideidae, Terebratulidae* und *Rhynchonellidae*, falsche Kardinalarea *bei den Lingulidae* und *Craniidae*. Ist diese Fläche auf den Teil zwischen dem Apex und dem Stielloch beschränkt, dann wird sie als Areolo bezeichnet, — wird sie von dem Stielschlitz durchschnitten, dann tragen beide Teile die Bezeichnung Planarea.

Bei vielen Arten bleibt dieser Schlitz in dem Schnabel offen, *bei anderen* wird er durch verschiedenartig gebildete Kalkplatten bis auf ein Stielloch verschlossen. Im einfachsten Falle wird das Delthyrium — vollständig oder bis auf ein kleines Stielloch — durch eine einheitliche Platte (Deltidium) verschlossen, die nicht von Poren durchsetzt ist und daher wahrscheinlich vom Stiel ausgeschieden wird: zum Beispiel *bei den Thecideidae*. In den anderen Fällen wachsen von dem rechten und linken Rand des Schnabels je eine Platte vor, die das Delthyrium einengen. Solange diese Platten sich nicht in der Medianebene treffen und dadurch einen offenen Schlitz zwischen sich lassen, werden sie als Deltidialplatten bezeichnet; verwachsen sie unterhalb des Stielloches miteinander und lassen noch die Verwachsungsnaht erkennen, dann spricht man von einem Pseudodeltidium; und erst wenn auch diese Naht nicht mehr zu sehen ist, nennt man sie Symphytium. Diese Ausdrücke und ihre Begriffsumgrenzung wechseln bei den einzelnen Autoren. So faßt man häufig auch diese — ursprünglich getrennt angelegten — Deltidial-

platten unter dem Ausdruck Deltarium zusammen und unterscheidet ein Deltarium discretum, bei dem beide Platten unabhängig voneinander sind, von einem Deltarium secans, bei dem sie unterhalb des Stielloches miteinander verschmelzen, und von einem Deltarium amplectens, bei dem sie das Stielloch allseitig umgeben. Für Pseudodeltidium wird auch häufig der Ausdruck Syndeltarium gebraucht. Da diese Platten von Poren durchsetzt sind, so sollen sie vom Kragen gebildet werden. *Bei der fossilen Gattung Paterina* Beecher ist eine einheitliche Platte beobachtet worden, die dem Deltidium analog ist, aber die vom Kragen ausgeschieden wurde; diese Platte wird als Homöodeltidium bezeichnet. *Bei den fossilen Strophomeniden* ist auch im Rückenschild ein Schlitz vorhanden gewesen, der durch eine dem Deltidium analoge Platte (Chilidium) verschlossen wurde. Dieses Chilidium war jedoch von Poren durchsetzt.

Je nach der Lage des Stielloches zum Umbo und zum Schildrande unterscheidet man 6 verschiedene Ausbildungen: amphityrid = das Stielloch liegt am Schildrande und damit am Rande des Delthyriums, hypothyrid = das Stielloch liegt in der Mitte des Delthyriums und berührt nicht die Seitenwangen des Schnabels, submesothyrid = das Stielloch liegt in der Spitze des Delthyriums und berührt die Schnabelkanten von innen her, mesothyrid = das Stielloch liegt im Treffpunkt der Schnabelkanten, permesothyrid = das Stielloch berührt die Schnabelkanten von außen her und liegt außerhalb des Delthyriums, epithyrid = das Stielloch liegt außerhalb des Delthyriums und berührt auch nicht mehr die Schnabelkanten. *Bei einigen fossilen Brachiopoda* war der Schnabel so stark zurückgebogen, daß der Stiel nicht mehr ausgebildet sein konnte (clistothyrid und cryptothyrid). Zur Beschreibung des Stielloches sind von paläontologischer Seite noch folgende Bezeichnungen eingeführt worden: telat = die Schnabelkanten ragen von beiden Seiten als kleine Spitzen in die Öffnung hinein, attrit = die Spitzen der Schnabelkanten verschwinden durch Abnutzung, marginat = die Stielöffnung wird von einer randartigen Verdickung des Schildes begrenzt, labiat = ein lippenförmiger Fortsatz ragt über den Umbo hinaus, remigrant = der dorsale Rand des verlagerten Stielloches ist reduziert, pseudotelat = die rudimentären Stellen des dorsalen Randes ragen als kleine Spitzen in die Öffnung. Nach Buckman (1916 und 1918) sollen diese Bezeichnungen eine Reihenfolge von Stadien ausdrücken, die bei fortschreitender Abnutzung des Umbo durch den Stiel durchlaufen werden. — Bei einigen Schilden ist das ganze Stielloch von einer (sekundären) Kalkschicht ausgekleidet, die den Stiel ventral und von den Seiten her umgibt; diese Kalkschicht wird Stielhals genannt und soll aus stark vergrößerten Deltidialplatten hervorgegangen sein.

Rücken- und Bauch-Schild sind miteinander in einer Drehachse fest verbunden und sind daher nur in der Medianebene gegeneinander beweglich. Diese Dreh- oder Gelenk-Achse heißt megathyrid, wenn sie lang und gerade ist, submegathyrid, wenn sie lang ist und etwa Schildbreite erreicht, subterebratulid, wenn sie kurz und schwach gebogen ist, und terebratulid, wenn sie kurz und stark gebogen ist. Die Drehachse geht durch ein Gelenk, dessen Drehpunkte durch einen rechts und einen links vom Delthyrium des Bauchschildes liegenden Gelenkkopf gebildet werden, und die in entsprechenden Gelenkpfannen des Rückenschildes gleiten. Zum Innenraume hin werden die Gelenkpfannen häufig durch Leisten am Rande der Gelenkpfannen abgegrenzt und diese können viel-

fach noch durch Lamellen von der Innenfläche des Rückenschildes her gestützt werden. Die Form des Gelenkes kann vielfach verändert werden: so gibt es Stützplatten der Gelenkköpfe, Septen von verschiedener Länge und Höhe (vor allem ein medianes Septum, das den ganzen inneren Raum in 2 Teile scheiden kann) und schließlich querstehende Platten, deren Ebenen rechts—links und dorsal—ventral stehen (wie zum Beispiel das Spondylium).

Damit ist die Mannigfaltigkeit der Schildanhänge noch nicht erschöpft. Die größte Komplizierung tritt in der Ausbildung von Armgerüsten auf, die als kalkige Fortsätze am hinteren (Gelenk-) Rande des Rückenschildes entspringen. Sie bestehen aus Prismen wie die innere Schicht der Schilde, sind aber nicht von Kragenporen durchsetzt. Ihr Verhalten im polarisierten Lichte ist noch unbekannt.

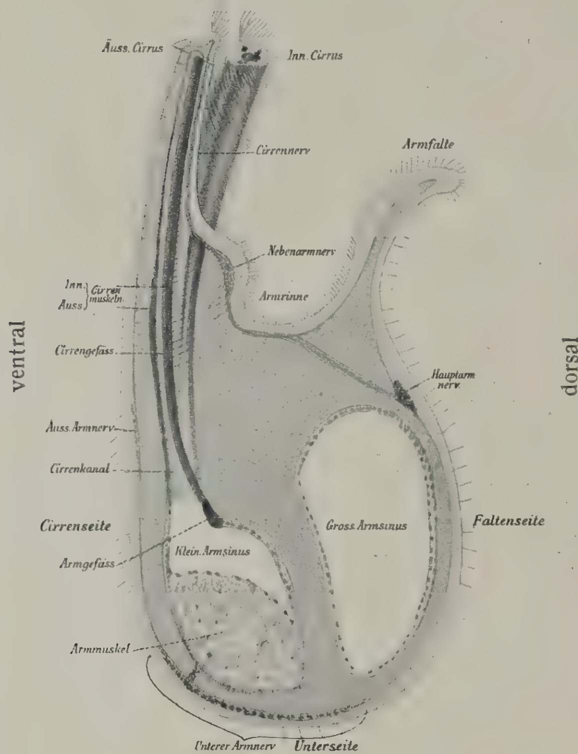
Die äußeren Flächen der Schilde sind *in den meisten Fällen* glatt. Daneben kommen aber *bei anderen Formen* auch einfache oder verzweigte radiale Rippen Streifen und Falten vor; *bei fossilen Tieren* sogar feste und hohle Stacheln. Diese Verzierungen beeinflussen auch die Berührungslinie der beiden Schilde (Kommissur), so daß Wülste und Furchen entstehen können. Die einfachste Form dieser Berührungslinie wird dadurch gebildet, daß beide Schilde ganzrandig sind; das heißt, daß ihre Ränder in einer Ebene verlaufen und nicht durch Loben oder Sättel aufgebogen sind. Dieses ist der ideale Fall der rektimarginaten Kommissur. Rektimarginat bleibt die Kommissur auch dann noch, wenn Loben und Sättel beider Schilde in Opposition stehen, so daß die Schilde nicht dicht aufeinander schließen, sondern — selbst bei Kontraktion der Muskeln — noch ständig Platz zum Ein- und Austritt des Wasserstromes lassen. In Oppositionsstellung unterscheidet man folgende Kommissuren: ligat = in der Medianebene ist jeder Schild zu einer Furche eingebogen; strangulat = in der Medianebene ist jeder Schild zu einer Furche eingebogen und außerdem ist der Rand an dieser Stelle eingezogen; bilobat = sehr flache Wülste und Furchen; metacarinat = stark ausgeprägte Wülste. In Appositionsstellung treffen Wülste nur mit Furchen zusammen; in ihr werden folgende Kommissuren unterschieden (in dieser Definition wird nur die Randlinie des Rückenschildes beschrieben, da die Randlinie des Bauchschildes stets die gegensätzliche Ausbildung zeigt): biplicat = an eine mediane Furche schließt sich jederseits ein Wulst an; ventral-biplicat = an einen medianen Wulst schließt sich jederseits eine Furche an; sulcat = eine mediane Furche; intraplicat = eine große mediane Furche, in derem Grunde sich ein kleiner medianer Wulst erhebt; paraplicat = eine große mediane Furche, an deren Seiten sehr kleine Wülste liegen; antiplicat = (zusammengesetzt aus intraplicat und paraplicat) eine große mediane Furche, in deren Grunde, sowie an deren Seiten je ein sehr kleiner Wulst liegt; uniplicat = Gegensatz zu sulcat, sulciplicat = Gegensatz zu intraplicat; parasulcat = Gegensatz zu paraplicat; episulcat = Gegensatz zu antiplicat.

Der Leser möge entschuldigen, daß er mit dieser reichlich weitschweifenden und schwerlich unumgänglichen Nomenklatur behelligt worden ist: notwendig erscheint sie uns nicht, aber zum Verständnis der paläontologischen Literatur ist sie vorläufig noch nicht zu entbehren.

Arme

Die A r m e b i l d e n d e n H a u p t t e i l d e s M i t t e l l e i b e s und dienen dem Nahrungserwerb und der Atmung. Jeder Arm besteht aus einem Lophophor, der rechts oder links von der Mundbucht entspringt und auf dem e i n e Reihe von

Tentakeln steht. *Je nach der Gattung* sind die Arme völlig oder teilweise mit der inneren Fläche des dorsalen Kragens verwachsen (Figur 176 ***a***), oder sie ragen frei in den großen Raum zwischen beiden Schilden (Figur 157 ***a***, 158) hinein. Ihr Querschnitt hebt sich daher entweder als Wulst von der Fläche des dorsalen Kragens ab (Figur 176 ***b***), oder er ist kreisrund bis elliptisch (Figur 174 und 222 ***d***). — *Bei allen Tieren* ist eine Rinne in die Arme eingesenkt, die von der Mundbucht bis zur Spitze der Arme läuft. Entsprechend der Mundbucht wird diese Armrinne vorn (dorsal) von dem verlängerten Epistom, der Armfalte, und hinten (ventral) von der Reihe eng nebeneinander stehender Tentakeln begleitet.



Figur 174. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Craniidae). — *Crania anomala* Müller: *idealer Querschnitt durch einen Arm* etwa in der ersten Windung. Vergrößerung 40-fach. (Nach Blochmann 1892)

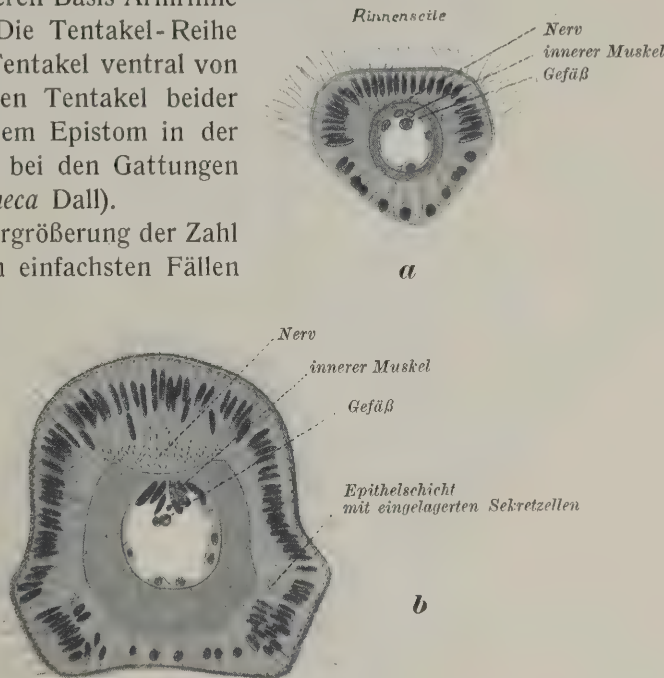
Die Arme bestehen hauptsächlich aus der knorpelartigen Stützsubstanz, die als inneres Skelett das Gerüst für Arme, Tentakel und Armfalte bildet. Das Zölom des Mittelleibes entsendet in jeden Arm einen Kanal, in dem die Flüssigkeit der Leibeshöhlen zirkuliert, und der in jeden Tentakel einen dünnen Tentakelkanal abgibt. Dieser Armkanal (Figur 174, *Klein. Armsinus* und Figur 178, *Kl. As.*) ist in der Literatur als small brachial canal, efferent brachial canal, tentacular canal, kleiner Armkanal, canal marginal, canal des cirres bezeichnet worden. Er ist — wie auch alle Tentakelkanäle — mit Zölom-Epithel ausgekleidet, das häufig zu Muskelfasern umgewandelt ist (Figur 175 ***b***). So sind zum Beispiel alle Tentakel-Muskeln aus Zellen des Zölom-Epithels entstanden. Diese Fasern ziehen in 2 Strängen durch jeden Tentakel: der eine beugt den Tentakel, der andere streckt ihn wieder. Durch den Armkanal läuft außerdem das Blutgefäß des Armes, das ebenfalls in jeden Tentakel eine Abzweigung entsendet. Die Innervierung erfolgt durch den Armnerven, der als das verlängerte Unterschlund-Ganglion aufzufassen ist. Dieser Nerv liegt im ektodermalen Epithel und schickt in jeden Tentakel einen kleinen Ast, der gleichzeitig noch eine Verbindung zu dem Nerven der Armfurche abgibt.

Dieses Schema der Arme wird *je nach der Tier-Gattung* abgewandelt, und daher sind Form und Ausbildung der Arme für die systematische Gliederung der Brachiopoda von großem Werte. Obgleich dieses Organ von allen Körperteilen am häufigsten untersucht worden ist, sind unsere Kenntnisse

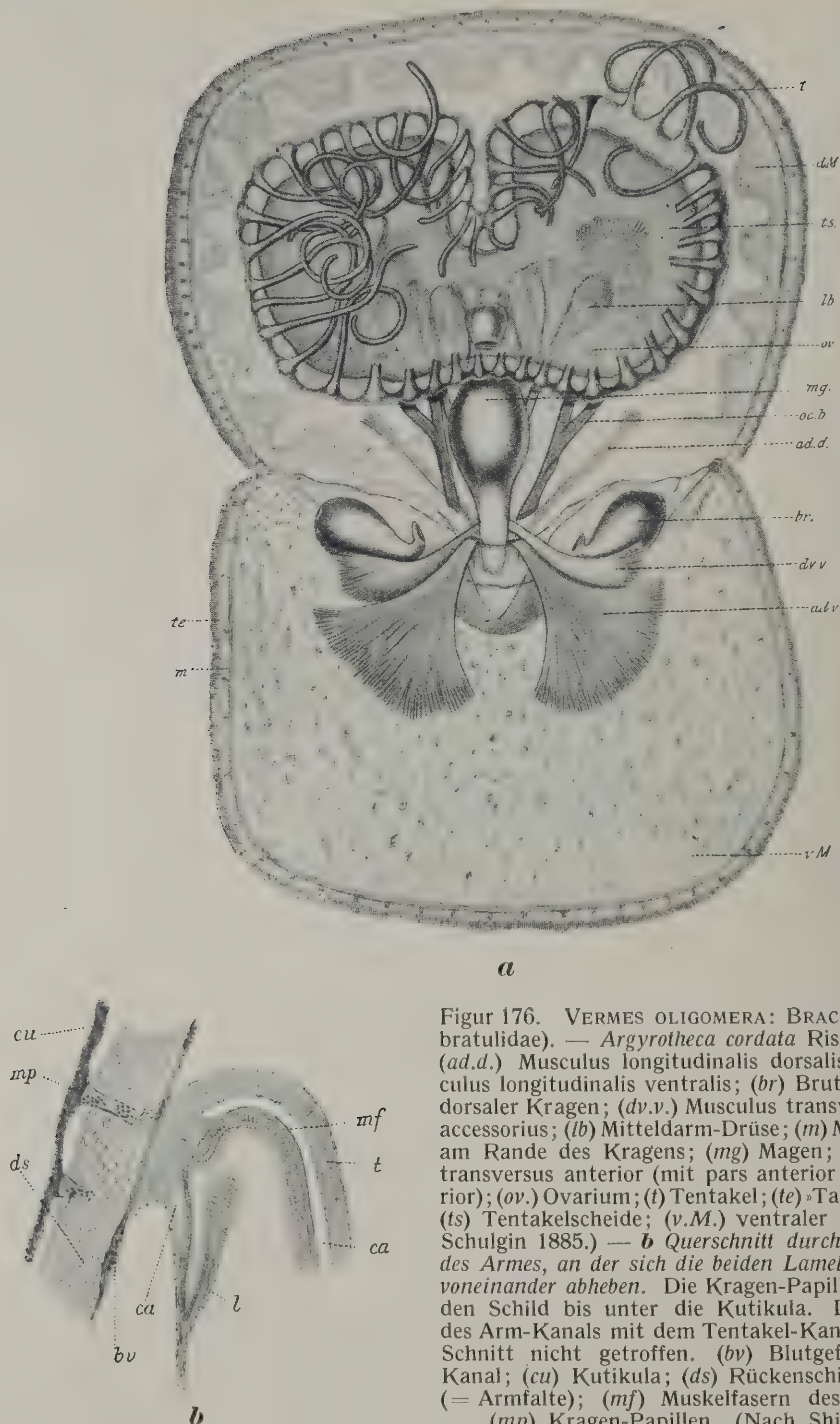
von seinem Bau noch mangelhaft, da nur *von sehr wenigen Arten* die anatomischen Verhältnisse ausreichend bekannt sind.

Die Urform der Arme müssen wir als eine rechte und eine linke halbkreisförmige Scheibe betrachten, die einen Teil der vorderen Leibeswand bilden, median miteinander verschmelzen und deren äußerer Rand von der Reihe der Tentakel umstellt ist, an deren Basis Armrinne und Armfalte verlaufen. Die Tentakel-Reihe beginnt mit dem ältesten Tentakel ventral von der Mundbucht; die jüngsten Tentakel beider Arme treffen sich hinter dem Epistom in der Medianebene (zum Beispiel bei den Gattungen *Gwynia* King oder *Argyrotheca* Dall).

Die Möglichkeit zur Vergrößerung der Zahl der Tentakel besteht in den einfachsten Fällen darin, daß der Arm in Radien aufgeteilt wird (zum Beispiel bei den Gattungen *Thecidellina* Thomson, *Lacazella* Munier-Chalmas oder *Megathyris* d'Orbigny). Diese Tiere werden höchstens wenige Millimeter groß. Dagegen haben größere Formen andere Mittel zur Vermehrung der Tentakel. Bei ihnen ist die Scheibe der Arme in der Medianebene zwischen den jüngsten Tentakeln aufgespalten und wächst jederseits an dieser Stelle zu einem Fortsatz aus, der sich zu einer Kegelschraube aufwindet (zum Beispiel bei den Gattungen *Discinisca* Dall, *Magellania* Bayle *und anderen*). Beide Kegelschrauben sind entweder voneinander unabhängig (*Discinisca* Dall), oder sie können aber durch ein dünnes häutiges Band, die Bindehaut, verbunden sein, das aus der ursprünglichen Scheibe der Arme auf die Kegelschrauben übergeht (*bei der Gattung Magellania* Bayle). Die Spaltung der Armscheibe braucht nun nicht nur auf die Medianebene beschränkt zu bleiben, sondern kann auch noch nach rechts und links vordringen. Auf diese Weise werden Arme gebildet, die sich von der Mundbucht in vielen Windungen zu je 1 Schraubenkegel aufwickeln (zum Beispiel bei *bei den Gattungen Crania* Retzius, *Lingula* Bruguière oder *Hemithyris* d'Orbigny). Die Achse dieser Kegelschrauben hat keine feste Richtung, sie ist aber *bei den Tieren einer Art* konstant. — Die Ausbildung der Armformen ist in folgenden Bezeichnungen ausgedrückt worden: leioloph = embryo-



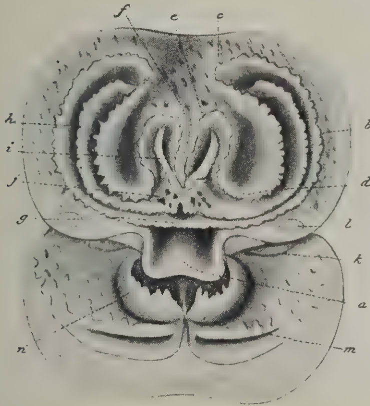
Figur 175. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Craniidae). — *Crania anomala* Müller: *Querschnitt durch 2 Tentakel.* Die Tentakel eines Armes standen ursprünglich in einer Reihe. Dadurch, daß abwechselnd jeder 2te Arm vorgerückt ist, wird der Eindruck einer doppelten Tentakel-Reihe erweckt, der noch durch eine sekundäre Veränderung beider Tentakel verstärkt wird. ***a*** Schnitt durch einen Tentakel der inneren, ***b*** der äußeren Reihe. Beide Schnitte sind so gerichtet, daß die Rinnenseite oben liegt. Vergleiche auch Figur 222 ***e***. (Nach Blochmann 1898)



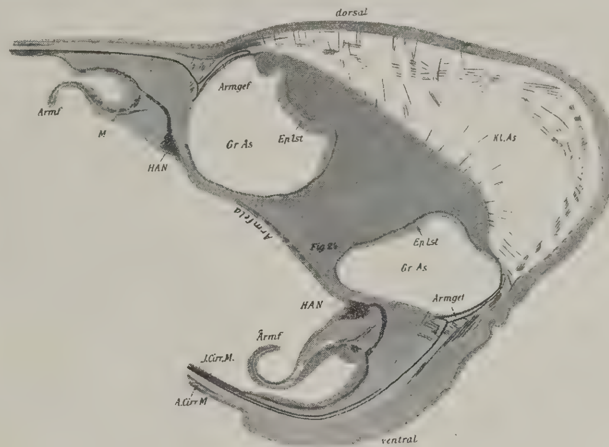
Figur 176. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Argyrotheca cordata* Risso: ***a*** geöffnet. (*ad.d.*) Musculus longitudinalis dorsalis; (*ad.v.*) Musculus longitudinalis ventralis; (*br*) Brut-Tasche; (*d.M*) dorsaler Kragen; (*dv.v.*) Musculus transversus posterior accessorius; (*lb*) Mitteldarm-Drüse; (*m*) Muskel-Fibrillen am Rande des Kragens; (*mg*) Magen; (*oc.b*) Musculus transversus anterior (mit pars anterior und pars posterior); (*ov.*) Ovarium; (*t*) Tentakel; (*te*) »Tast-Epithelium«; (*ts*) Tentakelscheide; (*v.M.*) ventraler Kragen. (Nach Schulgin 1885.) — ***b*** *Querschnitt durch diejenige Stelle des Armes, an der sich die beiden Lamellen des Kragens voneinander abheben.* Die Kragen-Papillen durchsetzen den Schild bis unter die Kutikula. Die Verbindung des Arm-Kanals mit dem Tentakel-Kanal ist in diesem Schnitt nicht getroffen. (*bv*) Blutgefäß; (*ca*) Arm-Kanal; (*cu*) Kutikula; (*ds*) Rückenschild; (*l*) Epistom (= Armfalte); (*mf*) Muskelfasern des Tentakels (*t*); (*mp*) Kragen-Papillen. (Nach Shipley 1883)

nale Scheibe ohne Tentakel; taxoloph = larvale Scheibe mit Anlage der Tentakel (zentripetale Tentakel *bei den Thecideidae* und *Terebratellidae*, zentrifugale Tentakel *bei den Lingulidae* und *Terebratulidae*); trocholoph = die Tentakel umgeben den Mund kranzförmig (wie *bei den Gattungen Dyscolia* Fischer & Oehlert,

Gwynia King); schizoloph = die Armscheibe ist zwischen den jüngsten Tentakeln in der Medianebene eingezogen (wie *bei den Gattungen Pelagodiscus* Dall, *Thecidellina* Thomson, *Argyrotheca* Dall, *Amphithyris* Thomson); ptycholoph = jederseits ist der Arm in 2 Radien gespalten (wie *bei den Gattungen Lacazella* Munier-Chalmas, *Megathyris* d'Orbigny); zygoloph = eine hypothetische Form, bei der der Arm jederseits in einen Radius und in die Anlage zu einem spiraligen Teil gesondert ist (*vielleicht bei den Gattungen Kraussina* Davidson, *Bouchardia* Davidson); plectoloph = jederseits ist der Arm in einen radialen und einen spiraligen Teil ausgezogen,



Figur 177.



Figur 178.

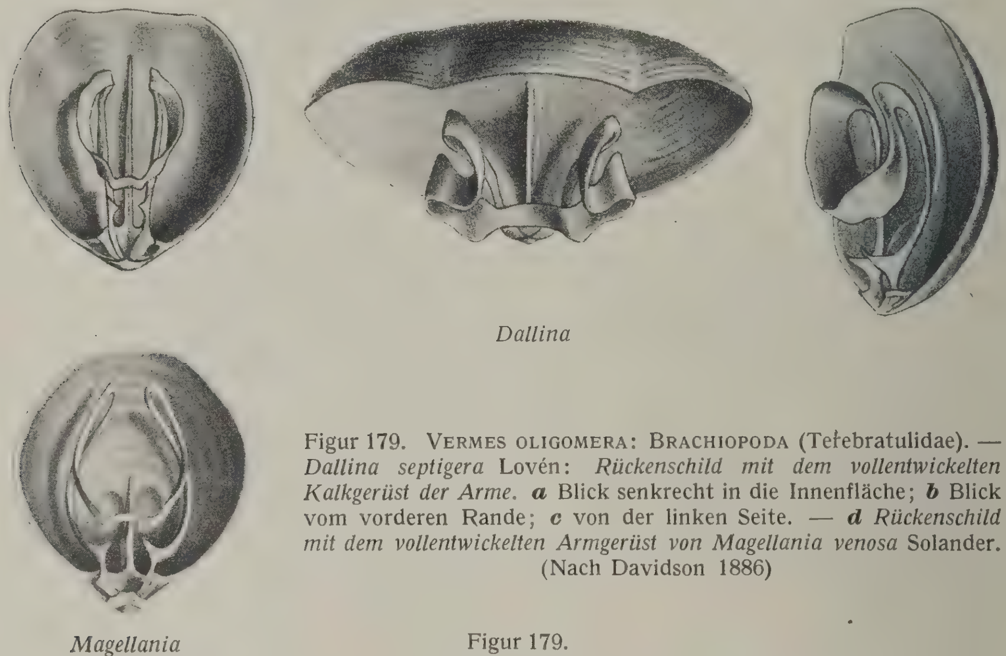
Figur 177. Vermes oligomera: Brachiopoda (Thecideidae). — *Lacazella mediterranea* Risso: *Innenansicht der geöffneten Schilde.* (*a*) hinterer Fortsatz des Rückenschildes, an dem der Musculus longitudinalis ventralis ansetzt; (*b*) bis (*i*) die verschiedenen Lamellen des Armgerüstes, die sich von dem Rückenschild erheben; (*j*) eine Verbindung zweier Lamellen, die ventral vom Munde liegt; (*k*) und (*l*) Ansätze des Musculus transversus posterior, (*m*) eine kleine quere Kalk-Lamelle des Bauchschildes; (*n*) 2 sehr zarte Kalk-Schalen, die sich vom Grunde des Bauchschildes erheben und den Musculi longitudinales dorsalis und ventralis als Ansatzflächen dienen. (Nach Lacaze-Duthiers 1861)

Figur 178. Vermes oligomera: Brachiopoda (Lingulidae). — *Discinisca lamellosa* Broderip: *Querschnitt durch einen Radius des Armes*, dessen Rand zwar von den Tentakeln umstellt ist, der aber trotzdem nur einen einheitlichen Arm-Kanal enthält. (*Armf*) Armfalte (= verlängertes Epistom); (*Armgef*) Armgefäß; (*Ep.lst*) Epithel-Leiste; (*Gr.As*) Armhöhle, die in sich völlig abgeschlossen ist; (*HAN*) Hauptarm-Nerv; (*I.Cirr.M.*) und (*A.Cirr.M.*) innerer und äußerer Tentakel-Muskel; (*Kl.As.*) Arm-Kanal; (*M*) Muskelfibrillen. (Nach Blochmann 1900)

die spiraligen Teile sind durch eine Bindehaut miteinander verbunden (wie *bei den Gattungen Cancellothyris* Thomson, *Magellania* Bayle) und spiroloph = der Arm bildet jederseits nur eine Spirale, die voneinander unabhängig sind (wie *bei den Gattungen Lingula* Bruguière, *Hemithyris* d'Orbigny).

Vom Zölom des Mittelleibes aus sind — außer dem Armkanal — *bei vielen Gattungen* fingerförmige Ausläufer in die Stützsubstanz der Arme vorgeschoben, von denen aber meistens nur einer als Nebenhöhle den Arm der Länge nach durchläuft (Figur 174, *Gross. Armsinus*; Figur 176, *ca*; Figur 178, *Gr. As.*). Die Nebenhöhle jedes Armes ist in den meisten Fällen völlig in sich geschlossen. Neben der Materialersparnis hat diese Nebenhöhle noch als Wasserachse eine große Bedeutung, da sie als elastisches System zur Festigkeit des Armes in noch höherem Maße beiträgt als die Stützsubstanz. Die Wände der Nebenhöhle sind mit Zölom-Epithel ausgekleidet, dessen Zellen in seltenen Fällen auch

Muskelfasern ausbilden können. Die Innervierung dieser Gewebe erfolgt durch den unteren Armnerven. Da die Nebenhöhle immer als eine gleichartige Bildung zu dem Armkanal betrachtet wurde, ist sie in der Literatur als large brachial canal, great brachial canal, kleiner Armsinus, canal de la lèvre, canal axial, bezeichnet worden. Die Verschiedenartigkeit beider Organe kommt schon darin zum Ausdruck, daß die Nebenhöhle gar nicht zur Ausbildung zu kommen braucht (zum Beispiel bei den Gattungen, deren Arm mit der inneren Fläche des dorsalen Kragens verwachsen ist, Figur 176), oder auch in der völlig andersartigen Form (zum Beispiel *bei der disciniden Reihe*, bei denen nur die Nebenhöhle die Armrinne begleitet, während der Armkanal in der ursprünglichen Armscheibe einen



Figur 179. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — *Dallina septigera* Lovén: *Rückenschild mit dem vollentwickelten Kalkgerüst der Arme.* ***a*** Blick senkrecht in die Innenfläche; ***b*** Blick vom vorderen Rande; ***c*** von der linken Seite. — ***d*** *Rückenschild mit dem vollentwickelten Armgerüst von Magellania venosa* Solander. (Nach Davidson 1886)

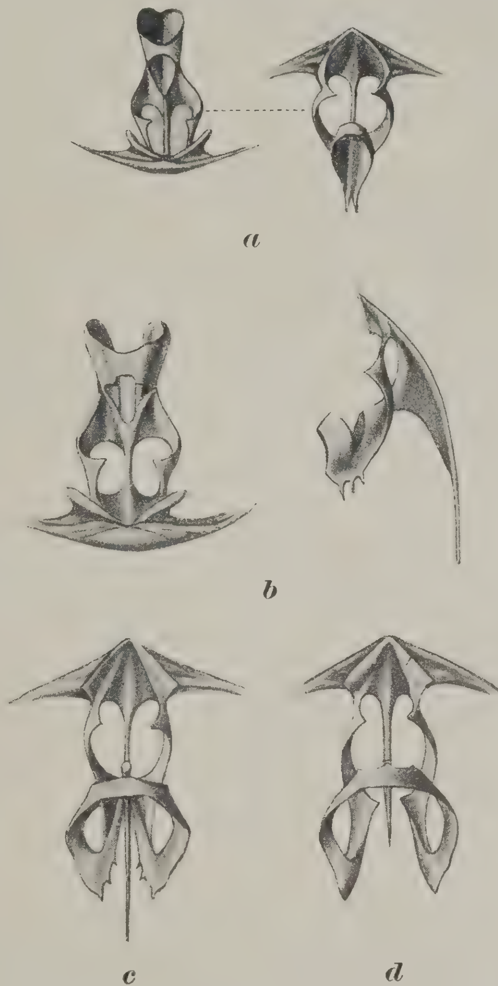
Figur 179.

großen Hohlraum bildet, der diesen Teil vollständig unterhöhlt und in alle umgrenzenden Tentakel seine Ausläufer entsendet, Figur 178, *Gr.As.*). Gewöhnlich laufen beide Hohlräume jedoch nebeneinander her bis zur Spitze des Armes.

Die äußerst zierlichen Arme werden *bei den* ***Thecideidae, Terebratulidae*** und ***Rhynchonellidae*** durch eingelagerte Kalke versteift, die entweder (als Armgerüste, Figur 179) von ursprünglich ektodermalem Epithel gebildet werden und damit »außerhalb des Körpers« liegen, oder (als Spicula, Figur 164) aus Zell-Synzytien der Grenzmembran (Stützsubstanz) entstehen.

Da von *der weitaus größten Zahl der Arten* nur die Schilde mit ihren Anhängen bekannt sind, ist es nicht verwunderlich, daß die sehr verschieden geformten Armgerüste für die systematische Gliederung von größtem Werte gewesen sind: 2 Kalkspangen (Crura) entspringen am hinteren Rande des Rückenschildes (an den Gelenkplatten), durchsetzen den Körper und ragen in die Basen der Arme (*Rhynchonellidae*). Die Crura können median verschmelzen und bilden dann ein Cruralium, das jedoch *bei rezenten Brachiopoda* nicht ausgebildet ist. Es dient aber — wie *auch einige andere Formen* — zum Verstehen der komplizierteren Arm-

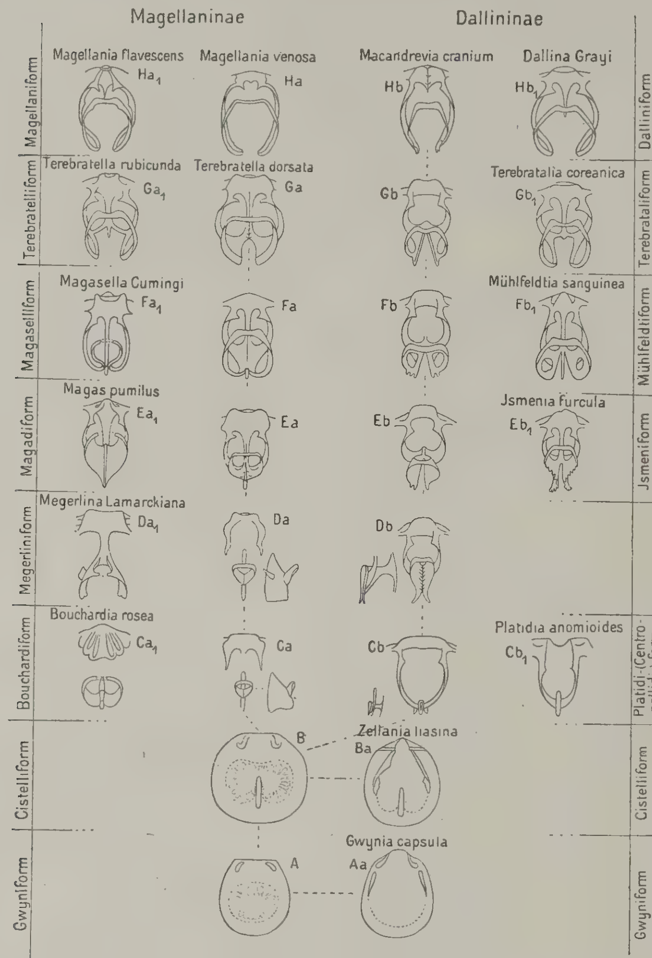
gerüste. An die Crura setzen sich die eigentlichen Armgerüste, die die Arme (parallel zur Tentakel-Reihe) durchziehen. Die Gerüste sind spiralig zu einfachen Kegeln aufgewunden (zum Beispiel *bei den ausgestorbenen Spiriferidae*) und können auch parallel zu diesen primären Windungen zurücklaufen. Eine weitere Differenzierung findet sich *bei den Terebratulidae.* Hier tritt häufig zwischen den Basen der Armgerüste eine quere Verbindung (Jugum) auf, die in der ventralen Wand der Mundbucht liegt. Von hier aus durchsetzen sie den ursprünglichen Teil der Armscheibe; dorsal vom Munde und vom Epistom verschmelzen beide Gerüste in der Medianebene. In den freien, spiraligen Armteilen fehlen sie, können aber durch Spicula ersetzt werden. *In beiden Reihen der Terebratulidae* treten häufig verschiedenartige, quere Verbindungen zwischen den Gerüsten beider Seiten auf, die *bei der terebratelliden Reihe* noch durch ein medianes Septum versteift werden, das *bei der terebratuliden Reihe* aber nicht ausgebildet wird. Bei den Arten, bei denen die Gerüste weitestgehend zurückgebildet oder gar nicht erst vollständig angelegt sind, bleiben doch quere Verbindungen zwischen den Gerüst-Stümpfen beider Seiten erhalten, die sich zu einem Ring um den Ösophagus zusammenschließen (zum Beispiel bei der Gattung *Terebratulina* d'Orbigny). Die Armgerüste haben nicht von Anfang an ihre endgültige Form, denn sie verändern sich *mit zunehmendem Wachstum des Tieres* durch Resorption gewisser Stellen und Anlagerung von Kalk an anderen Punkten.



Figur 180. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Dallina septigera* Lovén: *verschiedene Entwicklungs-Stadien des Kalkgerüstes der Arme* nach den Untersuchungen von Friele. (Nach Davidson 1886)

»Untersuchungen von Deslongchamps, Douvillé, Oehlert, Friele, Beecher zeigten, daß die Entwickelung der komplizierteren Gerüste vom *Terebratellid-Typus* (Figur 181) nicht als Vergrößerung einer ursprünglich kleinen, von den Crura ausgehenden Schleife vor sich geht. Vielmehr entstehen die „aufsteigenden" Äste als selbständige Ringschleife an einem anfangs nicht immer mit den „absteigenden" Ästen und der Wirbelregion verbundenen kleinen Medianseptum, sie können erst später unter verschiedenen Umformungen, bei denen Resorptionen eine große Rolle spielen, mit den „absteigenden", von den Cruren ausgehenden Ästen in Ver-

bindung treten. Und weiter stellten Oehlert, Friele, Beecher fest, daß ein terebratellides Gerüst verschiedene Stadien durchläuft, die einer Anzahl von Gattungen als Endformen der Gerüste eignen. So geht das Gerüst von *Magellania* durch Stadien wie *Gwynia, Cistella, Bouchardia, Megerlina, Magas, Magasella, Terebratella*, und das Gerüst von *Macandrevia* passiert Stadien wie *Gwynia, Cistella, Platidia* (oder *Centronella*), *Ismenia, Mühlfeldtia, Terebratalia*. Die Verwertung dieser Beobachtungen für phyletische Verbindungen ist insofern unsicher, als mehrere der passierten „Stadien" als Definitivgerüste bei nur rezent bekannten Gattungen vorkommen (*Gwynia, Bouchardia, Platidia, Megerlina*). Und bei diesen ist es nicht bewiesen, daß ihre einfacheren Gerüste persistenten Primitivformen entsprechen« (Pompeckj 1912).



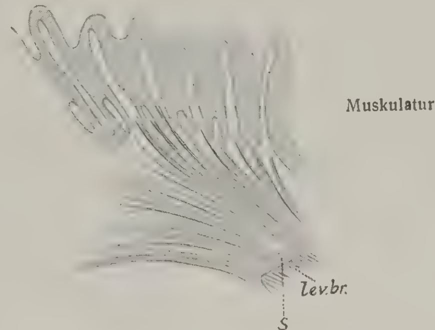
Figur 181. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — *Entwicklung terebratellider Armgerüste*, nach Beecher. (*A* und *B*) gemeinsame Anfangs-Stadien, (*A*) entsprechend *Gwynia capsula* Jeffreys (*Aa*), (*B*) entsprechend *Zellania liasina* oder einem Jugend-Stadium von *Argyrotheca cordata* Risso. (*Ca—Ha*) weitere Entwickelungs-Stadien der megallaninen *Terebratella dorsata* Gmelin oder *Magellania venosa* Solander mit den parallelen Endstadien bei *Bouchardia, Megerlina, Magas, Magasella, Terebratella, Magellania* (Ca_1—Ha_1). (*Cb—Hb*) weitere Entwickelungs-Stadien der dallininen *Macandrevia cranium* Müller mit den parallelen Endstadien bei *Platidia* (*Centronella*), *Ismenia, Mühlfeldtia, Terebratalia, Dallina*. (Nach Pompeckj 1912)

Zu ähnlichen Schlußfolgerungen kamen Beecher und Schuchert, als sie den Bau der spiraligen Armgerüste *der Spiriferidae* mit der Entwickelung der Armschleifen *der Terebratulidae* verglichen. »Die rohe Ähnlichkeit zwischen den Primärlamellen einer *Spiriferacee* und den absteigenden Ästen *einer Terebratulacee* wird durch diese Beobachtung bedeutungsvoller: Schleife und Spiralkegel müssen wohl eines Ursprunges sein. Da Spiralen als Armgerüste seit dem Untersilur bekannt sind, Schleifen erst seit dem Unterdevon, so wäre es wohl möglich, daß die Schleifen aus Spiralen durch Resorptionen hervorgegangen wären. Mit der Annahme dieser Möglichkeit soll aber nicht der von Steinmann ausgesprochene unbeweisbare Satz unterschrieben werden, *die mesozoischen und känozoischen Terebratelliden* seien Nachkommen

der im jüngeren Paläozoikum und älteren Mesozoikum *aussterbenden Spiriferaceen*«. (Pompeckj 1912.)

Bei den ***Lingulidae*** und ***Craniidae*** sind keine Armgerüste ausgebildet; bei ihnen hat das Zölom-Epithel des Armkanals eine kräftige Muskelschicht ausgebildet, die als Musculus brachialis die großen Bewegungen des Armes ermöglicht (Figur 182). Dieser Muskel wird von dem unteren Arm-Nerven versorgt.

Aus der Reihe der Tentakel ist *bei den meisten Gattungen* abwechselnd immer der 2te etwa aus der Reihe herausgebogen, so daß es den Eindruck macht, als ob eine doppelte Reihe von Tentakeln auf jedem Arm stünde (Figur 174 und 222***e***). — An der Basis der Arme ist ***bei den Thecideidae*** der jeweils älteste Tentakel zu Organen der Brutpflege umgewandelt worden (Figur 221 ***b*** und ***c***).



Figur 182. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Craniidae). — *Crania anomala* Müller: *Längsschnitt durch einen Arm eines jungen Tieres* von 2 Millimeter Durchmesser. (*S*) Scheidewand zwischen dem Armkanal und der Ausstülpung der Leibeshöhle, an deren einer Seite der Musculus brachialis entspringt und an deren anderer Seite der Musculus levator brachii (*lev.br.*) ansetzt. Die Fasern des Musculus brachialis inserieren an den Eingängen in die Tentakel. (Nach Blochmann 1892)

Die Muskulatur ist ausschließlich mesodermal und tritt in 2 verschiedenen Formen auf: als epitheliale Muskelfasern und als Muskelbündel. Die epithelialen Muskelfasern können überall dort aus dem Zölom-Epithel entstehen, wo sie gebraucht werden. Die Muskelbündel sind dagegen an einen Plan gebunden, der aber *bei keiner Gattung* der Brachiopoda rein erhalten ist.

Im Vorderleibe tritt *nur während der Larven-Zeit* Muskulatur auf (Figur 213 ***c***, *T.*); im Mittel- und im Hinter-Leibe entwickelt sie sich jedoch erst besonders stark nach Ablauf dieser Periode. *Beim ausgewachsenen Tiere* verlaufen die Muskelbündel in den 3 Dimensionen: und zwar ziehen die Muskeln des Mittelleibes in der Rechts—Links-Richtung entsprechend der durch den Arm betonten Achse. Im Hinterleibe verlaufen die Muskelbündel in den beiden anderen Dimensionen. Dort fallen hauptsächlich die beiden meist stark entwickelten, vom Rücken zum Bauch ziehenden Muskel-Paare auf. Das eine Paar dieser Muskeln liegt vorn, das andere hinten im Hinterleibe. Für die Verwandtschaft mit *den übrigen Oligomeren* wichtiger und auch in der Entfaltung bedeutungsvoller sind die Längsmuskel-Paare, von denen das eine dorsal und das andere ventral durch den Hinterleib von vorn nach hinten zieht.

Die Muskelbündel des Mittelleibes liegen im Armkanal und haben die Aufgabe, die Arme zu bewegen. Dieser Muskel (Musculus brachialis Figur 174 und 182) ist je nach der Funktion *bei den einzelnen Arten* verschieden stark ausgebildet und richtet sich vor allem nach dem Vorhandensein der Armgerüste und dem Grad der Verschmelzung des Armes mit dem Kragen. Er beginnt meistens an der Basis des Armes und läßt seine Fasern fächerförmig zu den einzelnen Tentakeln ausstrahlen. Durch seine Kontraktion werden die großen Bewegungen des Armes ausgeführt.

Die Muskelbündel des Hinterleibes haben die Aufgabe, die Schilde einander zu nähern und zu entfernen, sie gegeneinander zu drehen, den Stiel einzuziehen und hervorzustrecken und ihn etwas um seine Achse zu drehen. Auf diese Weise kann der Weichkörper von der Außenwelt abgeschlossen oder ihr

geöffnet werden, und das Tier kann gegen seine Unterlage in geringem Maße bewegt werden.

In die Muskelbündel ***der Lingulidae*** und ***Craniidae*** sind meistens quere Platten aus Stützsubstanz eingelagert, durch die die Nerven in den Muskel eintreten (Figur 184 ***a*** und ***b***; Figur 186, *Np*). Bei ***den Terebratulidae und Rhynchonellidae*** sind die Muskelbündel entweder in der unteren Hälfte oder auch nur in ihrem mittleren Abschnitte zu Sehnen umgewandelt (Figur 188 ***a*** und ***b***). Die Muskelbündel ***der Thecideidae*** sind noch nicht näher untersucht worden. Sie bestehen aber ihrer Länge nach aus kontraktilen Fasern.

Figur 183. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — *Lingula unguis* Linnaeus: *Rand des Kragens, um die Muskulatur für die Rand-Borsten zu zeigen.* Querschnitt. Vergrößerung 24-fach. (Nach Blochmann 1900)

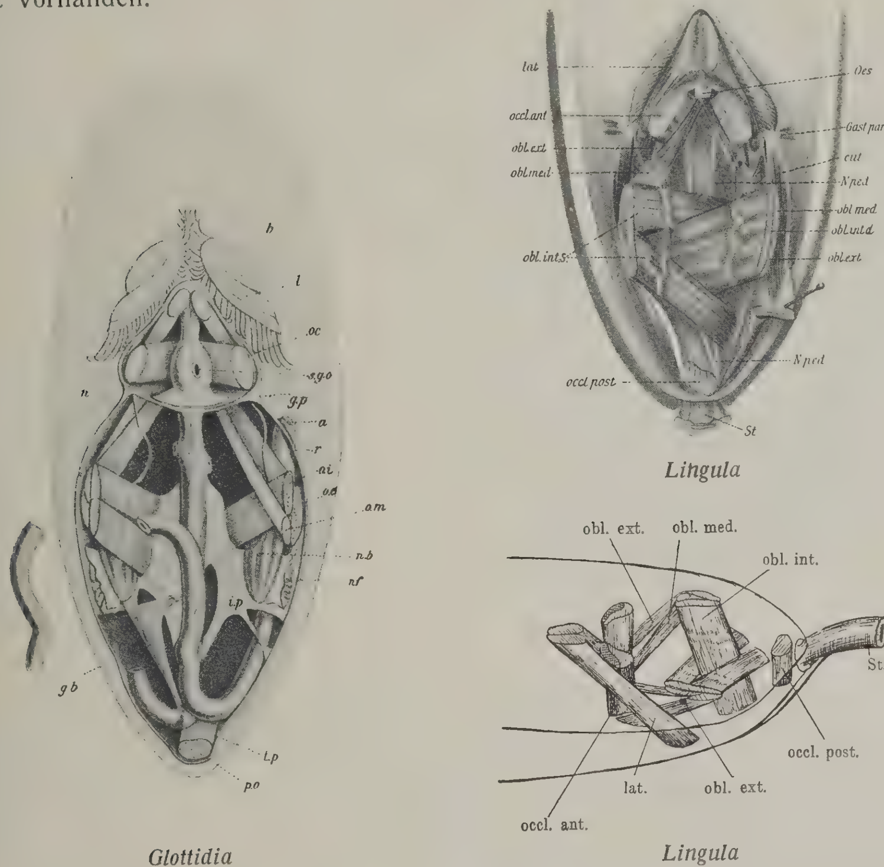
Die Muskelbündel sind nur in einer beschränkten Anzahl vorhanden. Häufig lagern sich aber einzelne epitheliale Muskelfasern zusammen und rufen dadurch den Eindruck von Muskelbündeln hervor. Hierher gehören vor allem die zusätzlichen Armmuskeln, die als Musculus levator, protractor und retractor brachii beschrieben worden sind (Figur 186). Wahrscheinlich sind sie als Ausstülpungen der Leibeshöhle entstanden, wenn die Arme der betreffenden Arten nicht durch Kalk-Einlagerungen in ihren Bewegungen gehemmt waren. In gleicher Weise sind die Muskeln in der »Randlakune« bei den Tieren der linguliden Reihe einzelne Muskelfasern, die aus dem Zölom-Epithel entstanden sind und zur Bewegung der Borsten dienen (Figur 183).

Zur gleichmäßigen Benennung *der Muskelbündel aller Tiere* müssen wir jeden einzelnen Muskel auf seine ursprüngliche Lage-Beziehung zu den anderen Muskeln zurückführen.

Musculi transversi ziehen in 2 Paaren vom Rückenschild zum Bauchschild. Die Muskeln jedes Paares sind spiegelbildlich zur Medianebene angeordnet und schließen durch ihre Kontraktion die Schilde.

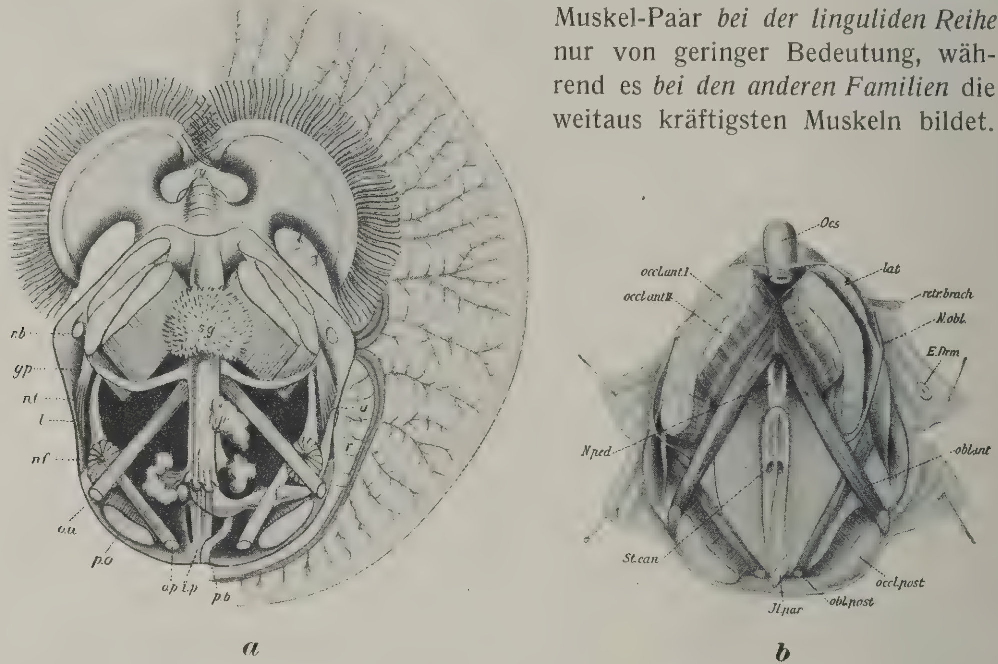
Musculus transversus anterior (Figur 184 ***a***, *oc*; 184 ***b***, *occl. ant.*; 184 ***c***, *occl. ant.*; 185 ***b***, *occl. ant. I und II*; 186, *occl. ant.*; 188 ***a***, *oc. b*; 188 ***b***, *occl.*) durchspannt den Hinterleib in seinem vorderen Abschnitte. In seiner Anlage ist dieser Muskel gespalten, jedoch ist die Spaltung *nicht bei allen Brachiopoda* in gleicher Weise durchgeführt. Nur *bei den Lingulidae* ist er völlig in einen Musculus transversus anterior pars interna und eine pars externa getrennt (Figur 185 ***b***, *occl. ant. I und II*) die jedoch dieselbe Funktion haben und wohl nur einen geringen physiologischen Unterschied zeigen. *Bei den übrigen Familien* ist die Spaltung nur auf die dorsale Hälfte des Muskels beschränkt (Figur 188 ***a*** und ***b***). *Bei den Craniidae* umgibt der eine Teil den anderen röhrenförmig. »Der zentrale Teil

macht einen mehr lockeren Eindruck; die Fasern stehen nicht so dicht wie in den peripheren Partien« (Blochmann 1892). Diese Spaltung der dorsalen Hälfte dieses Muskels bekommt *bei den Terebratulidae und Rhynchonellidae* dadurch eine physiologische Bedeutung, daß die pars interna glatt und die pars externa quergestreift ist, wodurch die Schilde »sowohl willkürlich als unwillkürlich zugeklappt werden können« (van Bemmelen 1883). *Bei den Thecideidae* ist dieses Muskel-Paar nicht vorhanden.



Figur 184. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — ***a*** *Glottidia pyramidata* Stimpson: *der Rücken ist eröffnet, nachdem der Rückenschild abgehoben ist.* Die Magendrüsen und Geschlechts-Organe sind entfernt. Ein Teil des Darmes ist herausgeschnitten und zur Seite gerückt. (*a*) After; (*b*) Arme; (*gb*) ein Teil der Geschlechts-Organe; (*gp*) Gastroparietalband; (*i*) Darm; (*ip*) Ileoparietalband; (*l*) Musculus cutaneus; (*n*) Nerv; (*nb*) Ausführgang des Exkretions-Organs; (*nf*) Trichter des Exkretions-Organs; (*oc*) Musculus transversus anterior; (*oe*) Ösophagus; (*om*) Musculus longitudinalis ventralis internus; (*oi*) Musculus longitudinalis dorsalis dexter, der Musculus longitudinalis dorsalis sinister ist in eine pars anterior und eine pars posterior gespalten; (*p.o*) Musculus transversus posterior sinister, der Musculus transversus posterior dexter ist nicht ausgebildet; (*r*) Enddarm; (*s.g.o*) Gänge der abgeschnittenen Magendrüsen. (Nach Morse 1902) ***b*** *Lingula unguis* Linnaeus: *Übersicht über die Anordnung der Muskeln.* Dorsal. (*cut*) „Musculus cutaneus"; (*Gast.par*) Gastroparietalband; (*lat*) der eigentliche Musculus cutaneus; (*N.ped*) Stiel-Nerv; (*obl.ext*) Musculus longitudinalis ventralis externus; (*obl.int.d*) Musculus longitudinalis dorsalis dexter; (*obl.int.s*) Musculus longitudinalis dorsalis sinister pars anterior und pars posterior; (*obl.med*) Musculus longitudinalis ventralis internus; (*occl.ant*) Musculus transversus anterior; (*occl.post*) Musculus transversus posterior; (*St*) Stiel. Vergrößerung 2-fach. (Nach Blochmann 1900). — ***c*** *Lingula unguis* Linnaeus: *Muskulatur.* (*lat.*) Musculus cutaneus; (*obl.ext.*) Musculus longitudinalis ventralis externus; (*obl.med.*) Musculus longitudinalis ventralis internus; (*obl.int.*) Musculus longitudinalis dorsalis (dexter und sinister pars anterior und sinister pars posterior); (*occl.ant.*) Musculus transversus anterior; (*occl.post.*) Musculus transversus posterior; (*St.*) Stiel. (Nach Hancock 1858, aus Blochmann 1912)

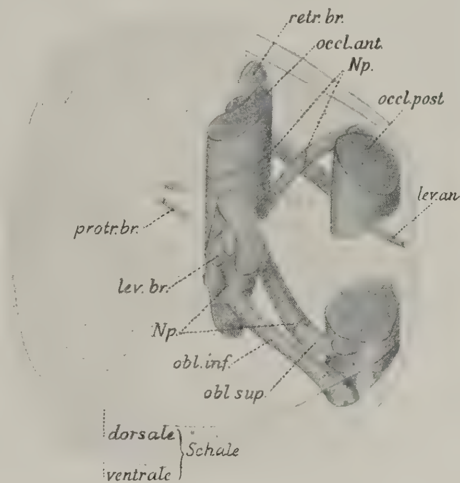
Musculus transversus posterior (Figur 168, *m. dv.*; 184 ***a***, *p. o.*; 184 ***b***, *occl. post.*; 184 ***c***, *occl. post.*; 185 ***a***, *p. o.*; 185 ***b***, *occl. post.*; 186 ***a***, *occl. post.*; 187 ***a***, *a*; 188 ***a***, *dv. v.*; 188 ***b***, *Div.*). *Bei allen Brachiopoda*, deren Schilde in keiner festen Beziehung zueinander stehen, wirkt dieses Muskel-Paar als Schließmuskel; sowie sich aber beide Schilde in einer festen Gelenkachse berühren, dienen sie als Öffnungsmuskel. Im Gegensatz zu *den übrigen Brachiopoden* ist dieses Muskel-Paar *bei der linguliden Reihe* nur von geringer Bedeutung, während es *bei den anderen Familien* die weitaus kräftigsten Muskeln bildet.



Figur 185. Vermes oligomera: Brachiopoda (Lingulidae). — ***a*** *Discinisca lamellosa* Broderip: *der Rücken ist eröffnet, nachdem der Rückenschild abgehoben ist.* (*a*) After; (*ge*) Geschlechts-Organe; (*gp*) Gastroparietalband; (*i*) Darm; (*ip*) Ileoparietalband; (*l*) Musculus cutaneus; (*nf*) Trichter des Exkretions-Organs; (*nt*) Ausführgang des Exkretions-Organs; (*o.a*) Musculus longitudinalis dorsalis externus; (*o.p*) Musculus longitudinalis dorsalis internus; (*p.b*) Teil des Ileoparietalbandes; (*p.o*) Musculus transversus posterior; (*r*) Enddarm; (*r.b*) Retractor brachii; (*ro*) Epistom; (*s.g.*) die stark verzweigten Magen-Drüsen. (Nach Morse 1902). — ***b*** *Discinisca lamellosa* Broderip: *Muskulatur von der Rückenseite.* Die seitlichen Teile der Körperwand sind durch einen Schnitt gespalten, nach außen gelegt und festgesteckt. (*E.Drm*) Enddarm; (*Il.par*) Ileoparietalband; (*lat*) Musculus cutaneus; (*N.ped*) Stiel-Nerv; (*obl.int*) Musculus longitudinalis ventralis internus; (*obl.post*) Musculus longitudinalis ventralis externus; (*occl.ant.I*) Musculus transversus anterior pars internus; (*occl.ant.II*) Musculus transversus anterior pars externus; (*Oes*) Ösophagus; (*retr.brach*) Musculus retractor brachiorum; (*St.can*) innere Öffnung des Stiel-Kanals; (*N.obl.*) Nerv der Musculi longitudinales ventralis. Vergrößerung 4-fach. (Nach Blochmann 1900)

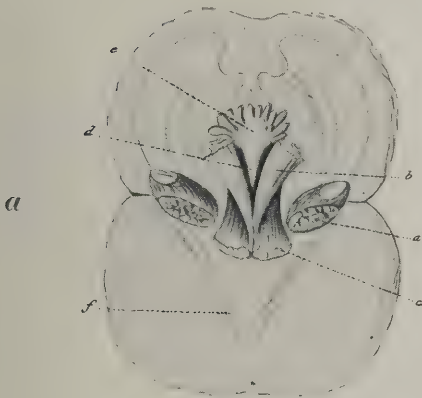
Besonders als Öffnungsmuskeln kann es je nach der Größe des senkrechten Abstandes der wirkenden Kraftrichtung von der Drehachse so stark entwickelt sein, daß die Ansatzflächen den weitaus größten Teil der inneren Seite des Bauchschildes beanspruchen. *Bei der linguliden Reihe* gelangt nur der linke Muskel des ursprünglichen Paares zur Ausbildung (Figur 184 ***a*** bis ***c***, *p. o. und occl. post.*). — Bei den *Terebratulidae* und *Rhynchonellidae* ist noch auf jeder Seite ein kleiner Muskel (Musculus transversus posterior internus) vorhanden (Figur 188 ***b***, *Div. acc.*). Es ist aber noch ungewiß, ob er in einer ursprünglichen Zusammengehörigkeit zu dem Hauptmuskel (Musculus transversus posterior externus) steht.

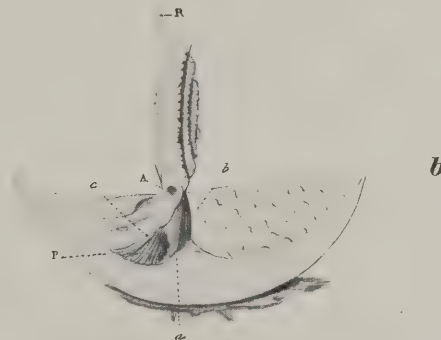
Musculi longitudinales sind weit vielfältiger in ihrer Anordnung als die Musculi transversi, da sie ihre ursprüngliche Funktion (Bewegung des Stieles) aufgeben können und *bei der linguliden Reihe und bei den Thecideidae* in den Dienst der Bewegung der Schilde treten. Die Anlage dieser Muskeln ist paarig.



Figur 186.

Figur 186. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Craniidae). — *Crania anomala* Müller: *schematische Darstellung der Muskulatur* (nach Joubin). Von dorsal. (*retr.br.*) Musculus retractor brachii; (*occl.ant.*) Musculus transversus anterior; (*occl.post*) Musculus transversus posterior; (*lev.an.*) Musculus mesenterialis dorsalis; (*obl.sup.*) Musculus longitudinalis ventralis; (*obl.inf.*) Musculus cutaneus; (*lev.br.*) Musculus levator brachii; (*protr.br.*) Musculus protractor brachii; (*Np.*) Nerven-Platte. (Nach Blochmann 1892)

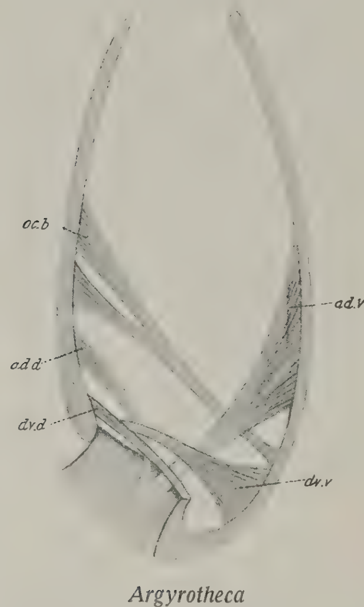




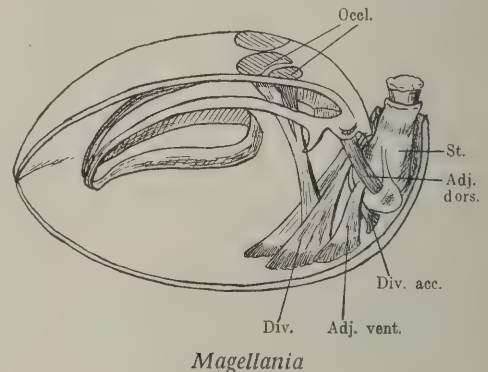
Figur 187. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Thecideidae). — *Lacazella mediterranea* Risso: ***a*** *Muskulatur in den auseinandergelegten beiden Kragenlappen.* (*a*) Musculus transversus posterior; (*b*) Musculus longitudinalis dorsalis; (*c*) Musculus longitudinalis ventralis; (*d*) Darm mit Magendrüsen (*e*); (*f*) Aussackung der hinteren Leibeswand. — ***b*** *schematischer Längsschnitt durch die aufgeklappten Schilde, um die Muskeln zu zeigen.* (*A*) Dreh-Achse; (*a*) die zarte Kalk-Schale, die dem Musculus longitudinalis dorsalis (*b*) zum Ansatz dient; (*c*) Musculus longitudinalis ventralis; (*P*) Bauch-Schild; (*R*) Rücken-Schild. (Nach Lacaze-Duthiers 1861)

Musculus longitudinalis dorsalis (Figur 170 ***a*** und ***b***, *m.a.d.*; 184 ***a***, *o.i.*; 184 ***b***, *obl. int.*, *obl. int. s.*; 184 ***c***, *obl. int.*; 187 ***a***, *b*; 187 ***b***, *b*; 186 ***a***, *add.*; 188 ***b***, *Adj. dors.*) *Nur bei den Terebratulidae und Rhynchonellidae* behält dieses Muskel-Paar seine ursprüngliche Anordnung und Funktion. Es geht hier von der Basis des Armgerüstes des Rückenschildes aus und greift etwa senkrecht zur Längsachse des Stieles an dessen Seiten an. Anscheinend müssen diese Tiere den rechten und linken Muskel unabhängig voneinander kontrahieren können, da sie den Stiel um mehr als 90° drehen können. *Bei der linguliden Reihe* sind diese Muskeln häufigen und verschiedensten Abweichungen unterworfen (Mißbildungen

der Lage). Sie drehen sich gegen die Mittelachse und greifen auf die andere Körperseite über. Außerdem spalten sie sich, so daß durch die Drehung eine gegenseitige Durchdringung und Verzahnung der Muskelteile eintritt. Auf diese Weise werden folgende Muskelteile gebildet: Musculus longitudinalis dorsalis dexter, Musculus longitudinalis dorsalis sinister pars anterior und pars posterior. Durch ihre Kontraktion verschieben sie die Längsachsen beider Schilde parallel und seitlich gegeneinander. Während dieses Muskel-Paar *bei den Thecideidae* als Schließmuskeln wirkt, ist es *bei den Tieren der disciniden Reihe und bei den Craniidae* nicht vorhanden.



Argyrotheca



Magellania

Figur 188. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — ***a*** *Argyrotheca cordata* Risso: schematischer Längsschnitt, um *die Anordnung der Muskeln* zu zeigen. (*ad.d*) Musculus longitudinalis dorsalis; (*ad.v*) Musculus longitudinalis ventralis; (*dv.d*) Musculus transversus posterior accessorius; (*dv.v*) Musculus transversus posterior; (*oc.b*) Musculus transversus anterior. (Nach Schulgin 1885) — ***b*** *Magellania flavescens* Lamarck: *Muskulatur*. (*Adj.dors.*) Musculus longitudinalis dorsalis; (*Adj.ventr.*) Musculus longitudinalis ventralis; (*Div.*) Musculus transversus posterior; (*Div.acc.*) Musculus transversus posterior accessorius; (*Occl.*) Musculus transversus anterior pars anterior (mit glatten Fibrillen) und pars posterior (mit quergestreiften Fibrillen); (*St.*) Stiel. (Nach Hancock 1858, aus Blochmann 1912)

Musculus longitudinales ventralis (Figur 168, *m.a.v.*; 170 ***a*** und ***b***, *m.a.v.*; 184 ***a***, *oc.*, *o.m.*; 184 ***b***, *obl. ext.*, *obl. med.*; 184 ***c***, *obl. ext.*, *obl. med*; 185 ***a***, *a.p.*; 185 ***b***, *obl. post.*; 186, *obl. sup.*; 187 ***a*** und ***b***, *c*; 188 ***a***, *ad.v.*; 186 ***b***, *Adj. vent.*) ist *bei den Terebratulidae* und *Rhynchonellidae* in einen äußeren und einen inneren Teil gespalten. Der Musculus longitudinalis ventralis externus entspringt auf einer langgezogenen Fläche im Bauchschild und greift mit seiner Sehne parallel zur Richtung der Längsachse des Stieles an dessen Rückenseite an und geht sogar in sein Stützgewebe über. Durch seine Tätigkeit wird der Stiel eingezogen und der proximale Teil des Stieles dem Bauchschild genähert. Die Muskulatur *der Terebratulidae* unterscheidet sich dadurch von der *der Rhynchonellidae*, daß der Musculus longitudinalis ventralis internus beider Körperseiten so dicht zur Medianebene gerückt ist, daß ein einheitlicher Muskel entsteht, während *bei den Rhynchonellidae* beide Teile getrennt bleiben. Da dieser Teil des Muskels aber in seinem ganzen Verlauf sehnig umgewandelt ist, so wurde er von einigen Autoren (Ekman 1896, Delage & Hérouard 1897) nicht zur Muskulatur gerechnet, sondern als »Kapselband« oder

»ligament« bezeichnet. *Bei den Thecideidae* wirken diese Muskeln als Schließmuskeln. Während dieser Muskel *bei den Craniidae* einheitlich ist, teilt er sich *bei den Lingulidae, Terebratulidae* und *Rhynchonellidae* zu einem Musculus longitudinalis ventralis externus und internus. *Bei den Lingulidae* und *Craniidae* kann dieses Muskel-Paar durch Zusammenziehen entweder den Rückenschild gegen den Bauchschild vor- und zurückziehen, oder auch die Längsachse beider Schilde gegeneinander verdrehen.

Musculi mesenteriales sind unpaarig und finden sich *nur im Hinterleib der Tiere der linguliden Reihe und der Craniidae. Bei den Lingulidae* verläuft der Musculus mesenterialis ventralis vom Stielkanal zu der hinteren Darmschlinge; *bei den Craniidae* zieht dagegen der Musculus mesenterialis dorsalis vom Rückenschild zum Endteil des Darmes (Figur 186, *lev. an.*), und außerdem haben die um den After auseinander weichenden Blätter des Mesenteriums flache Muskelblätter gebildet, die vom Musculus mesenterialis dorsalis unabhängig sind (Figur 160).

Musculus cutaneus ist *bei allen Brachiopoda* ausgebildet, die keine feste Drehachse zwischen den beiden Schilden besitzen, und bei denen das Öffnen der Schilde durch Vergrößerung des inneren Druckes erreicht wird; er findet sich also nur *bei den Lingulidae und Craniidae* und liegt den seitlichen Leibeswänden von innen an (Figur 184 ***b*** und ***c***, *lat.*; 185 ***b***, *lat.*; 186, *obl. inf.*).

Die Muskeln des Stieles sind im Kapitel »Stiel« behandelt worden.

Der Ernährung dienen zunächst diejenigen Organe, die die Nahrung herbeischaffen und zum Munde leiten; ferner Organe, die die Nährstoffe auswählen und für den Darmkanal vorbereiten; schließlich sezernierende und resorbierende Drüsen-Zellen und Drüsen-Komplexe. Ein Organ, das unverdauliche Stoffe aus dem Darmtraktus ausscheidet, ist *nur bei den Lingulidae* und *Craniidae* vorhanden. Die Endprodukte des Stoffwechsels werden durch besondere Exkretions-Organe ausgeschieden. Ernährungs-Organe

Die Nahrung wird von dem Tentakel-Apparat (den Armen) herbeigestrudelt (Figur 157 ***a***, *d*; 158 ***b***; 222 ***a***), dessen einzelne Tentakel sich bewegen können und außerdem mit Wimper-Zellen bedeckt sind (Figur 222 ***d*** und ***e***). Sie erzeugen einen Wasserstrom, aus dem die Nahrungsteilchen filtriert und in die Armrinne geleitet werden (Figur 174; 222 ***c***, *B. gr.*). Diese Rinne weitet sich (in der Medianebene) zu einer Mundbucht, an deren Grunde der Mund liegt. Sie wird ventral von der Tentakel-Reihe und dorsal von dem Epistom begrenzt (Figur 159, *Mund*).

Ösophagus, Magen, Magen-Drüsen und Darm erhalten ihre Form von der Stützsubstanz, die als Grenzmembran zwischen dem entodermalen und dem mesodermalen Epithel gebildet wurde. Das Zölom-Epithel gehört ursprünglich nicht zu den Ernährungs-Organen, es bekommt aber doch an einigen Stellen eine große Bedeutung für den Darmkanal: um den Ösophagus und Enddarm bildet es eine kräftige Ring- und Längs-Muskulatur (Figur 159, *M.*), die die peristaltische Bewegung verursacht; außerdem bildet es am Magen und Darm die Aufhängebänder (Mesenterien) und unterstützt die Faltenbildung zwischen dem Darm und den seitlichen Leibeswänden (Gastroparietal- und Ileoparietalbänder).

Der Darmkanal beginnt am Munde. Hier schließt sich an das ektodermale Epithel der Mundbucht das entodermale des Ösophagus an, dessen Ösophagus

Familie	*Lingulidae*		*Craniidae*
	lingulide Reihe	discinide Reihe	
Ansatzstellen der Muskeln im Bauchschild und Rückenschild	5 1 b 1 a 3 a 1 4 a 4 b 4 b 3 a 2 3 b 2 2 3 a 2 3 b 3 a 1 4 b 1 b 1 a 4 a	1 a 1 b 1 b 4 a 2 2 4 a 4 b 1 b 1 a	1 a 1 b 4 2 6 5 2 4 1 b 1 a

Familie	*Thecideidae*	*Terebratulidae*	*Rhynchonellidae*
Ansatzstellen der Muskeln im Bauchschild und Rückenschild	3 2 4 2 3 4	1 a 1 b 3 2 a 2 b 4 a 2 a 4 b 1 2 b	1 a 1 b 3 2 a 2 b 4 a 2 a 4 b 1 2 b

Figur 189. Legende auf der nächsten Seite.

Figur 189. Muskel-Ansatzstellen in den Schilden der einzelnen Familien
(1) Musculus transversus anterior
(1a) Musculus transversus anterior pars interna
(1b) Musculus transversus anterior pars externa
(2) Musculus transversus posterior
(2a) Musculus transversus anterior internus
(2b) Musculus transversus anterior externus
(3) Musculus longitudinalis dorsalis
($3a_1$) Musculus longitudinalis dorsalis sinister pars anterior
($3a_2$) Musculus longitudinalis dorsalis sinister pars posterior
(3b) Musculus longitudinalis dorsalis dexter
(4) Musculus longitudinalis ventralis
(4a) Musculus longitudinalis ventralis internus
(4b) Musculus longitudinalis ventralis externus
(5) Musculus cutaneus
(6) Musculus mesenterialis

In den nachfolgenden Übersichten (Seiten 180 bis 182) sind die Namen der Muskeln zusammengestellt, wie sie von den bekannteren Autoren gegeben wurden. Die Zahlen-Bezeichnungen aus der Figur 189 sind auch bei den betreffenden Spalten und Muskel-Namen angegeben worden.

Zellen außerordentlich dünn und langgestreckt sind und sehr lange Wimpern tragen. Die Kerne liegen in dem Teile der Zellen, der der Höhlung des Darmes zugekehrt ist. In dieses Epithel sind nur selten Sekret-Zellen eingelagert; sie liegen am Grunde des Epithels zwischen den Zylinder-Zellen und haben aber keinen besonderen Ausführgang. Daneben liegt außerdem zwischen den Basen der Epithel-Zellen ein feinmaschiges Nervennetz. Die Stützsubstanz kann Falten und Leisten gegen das Lumen des Ösophagus vorschieben und damit eine Reibfläche bilden an der größere Nahrungsteile zerdrückt werden können (zum Beispiel bei *Glottidia pyramidata* Stimpson). Eine starke Ringmuskelschicht und einige Längsmuskelbündel werden von den Zellen des Zölom-Epithels um den Ösophagus gebildet, die eine kräftige Zusammenpressung und Peristaltik ermöglichen (Figur 159, *M.*). Während der erste Teil des Ösophagus noch mit der anliegenden Leibeswand verbunden ist, löst sich die 2te Hälfte von ihr und bleibt nur noch durch ein dorsales und ventrales Mesenterium mit ihr verbunden.

Die Wand des Ösophagus ist *bei allen Tieren der linguliden Reihe* seitlich ausgestülpt und bildet dadurch kleine Drüsen (pharyngeal glands, Morse 1902), deren Funktion noch unbekannt ist, und die *bei den anderen Brachiopoda* noch nicht gefunden wurden.

Der Ösophagus ist bei den verschiedenen Familien verschieden lang. Am längsten ist er *bei den Rhynchonellidae*, während er *bei den Thecideidae* kaum angedeutet ist.

Der Magen ist eine Erweiterung des Darmrohres und sein Epithel ist nur wenig von dem des Ösophagus verschieden: es häufen sich die Sekret-Zellen. Die Wandung wird durch die Struktur der Stützsubstanz in mehrere Längsfalten zerlegt, die durch Wülste voneinander getrennt sind. Diese Struktur kann jedoch *bei einigen Arten* völlig verschwinden, so daß die Magenwand glatt ist. Hier am Magen entspringt rechts und links von der Medianebene aus der dorsalen Wand je ein breiter Gang, der sich bald spaltet und immer weiter verzweigt, dessen letzte Ausläufer blind enden und auf diese Magen und Magen-Drüsen

Lingulide Reihe	(1) transversus anterior	(2) transversus posterior
Hancock 1858	posterior occlusor	divaricator
Gratiolet 1860	préadducteur	postadducteur
Zittel 1876—80	adductores	adductores
Joubin 1886	occluseur postérieur	divaricateur
Davidson 1886—88	central muscles	umbonal muscle
Oehlert 1887	adducteurs	M. impair; umbonal diducteur
Hall & Clarke 1892	adductors or centrals	umbonal or diducteur muscle
Delage & Hérouard 1897	adducteur	abducteur
Blochmann 1900	occlusor anterior	occlusor posterior
Blochmann 1912	occlusor anterior	occlusor posterior
Thomson 1927	[Blochmann 1900]	[Blochmann 1900]

Lingulide Reihe	(3) Musculus longitudinalis dorsalis		(4) Musculus longitudinalis ventralis		(5) cutaneus
	($3a_1$, $3a_2$) sinistra pars anterior und posterior	(3b) dextra	(4a) internus	(4b) externus	
Hancock 1858	posterior adjustor		central adjustor	external adjustor	anterior occlusor
Gratiolet 1860	m. croisé gauche antérieur et posterieur	m. croisé droit	oblique antéro-postérieur interne, externe		oblique postéro-antérieur
Zittel 1876—80	adjustores = Gleitmuskeln		adjustores = Stielmuskeln		
Joubin 1886	adjusteur postérieur		ajusteur central	ajusteur externe	
Davidson 1886—88	transmedian or sliding muscle		lateral m. (middles)	lateral muscle (outsiders)	lateral muscles (anteriors)
Oehlert 1887	rotateurs		retracteurs	protracteurs	rétracteurs de la valve dorsale
Hall & Clarke 1892	rotators (transmedian or sliding muscle)		protractors (middles)	protractors (externales)	retractors
Delage & Hérouard 1897	m. croisé paire	m. croisé impaire	m. oblique interne	muscle oblique moyen	m. oblique externe
Blochmann 1900	obliquus internus		obliquus medius	obliques externus	lateralis, cutaneus
Blochmann 1912	obliquus internus		obliquus medius	obliquus externus	
Thomson 1927	[Blochmann 1900]		[Blochmann 1900]		[Blochmann 1900]

Discinide Reihe	(1) transversus anterior	(2) transversus posterior
Joubin 1886	adducteurs antérieurs	adducteur postérieur
Oehlert 1887	adducteurs antérieurs ou centraux	adducteurs postérieurs ou cardinaux
Hall & Clarke 1892	anterior adductor	posterior adductor
Delage & Hérouard 1897	adducteur supérieur des valves	adducteur inférieur des valves
Blochmann 1900	occlusor anterior	occlusor posterior
Blochmann 1912	occlusor anterior	occlusor posterior
Thomson 1927	[Hall & Clarke]	[Hall & Clarke]

Discinide Reihe	(4) Musculus longitudinalis ventralis		(5) cutaneus
	(4a) internus	(4b) externus	
Joubin 1886	protracteur postérieur	protracteur antérieur	
Oehlert 1887	protracteurs		rétracteurs
Hall & Clarke 1892	posterior protractor	anterior protractor	retractor
Delage & Hérouard 1897	muscle oblique ventral	muscle oblique dorsal	
Blochmann 1900	obliquus internus	obliquus posterior	lateralis
Blochmann 1912			
Thomson 1927	[Hall & Clarke]		

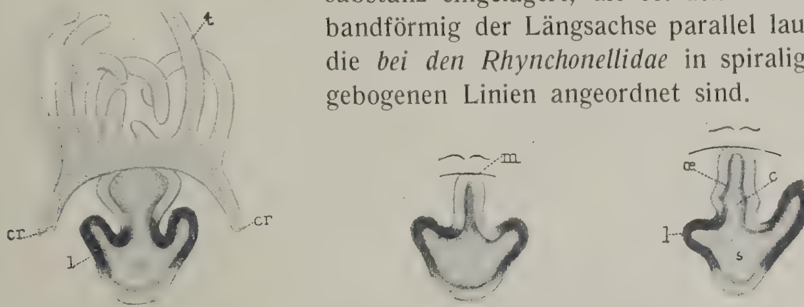
Craniidae	(1) transversus anterior	(2) transversus posterior	(4) longitudinalis ventralis	(5) cutaneus	(6) mesenterialis
Joubin 1886	adducteurs antérieurs	adducteur postérieur	protracteurs de la valve dorsale	muscle antérieur de la paroi du corps	muscle impair
Davidson 1886—88	occlusor	divaricators	dorsal adjustors	ventral adjustor	mesenteric muscle
Oehlert 1887	adducteurs centraux	adducteurs cardinaux	protracteurs de la valve dorsale		muscle impair
Blochmann 1892	occlusor anterior	occlusor posterior	obliquus superior	obliquus inferior	levator ani, protractor ani
Hall & Clarke 1892	anterior adductor	posterior adductor	protractor		
Delage & Hérouard 1897	adducteur supérieur	adducteur inférieur	muscle oblique interne	muscle oblique externe	muscle recto-parietal
Blochmann 1900	occlusor anterior	occlusor posterior		cutaneus	
Blochmann 1912					
Thomson 1927	anterior adductor	posterior adductor	protractor (superior oblique)	protractor (inferior oblique)	unpaired median muscle

Thecideidae	(2) transversus posterior	(3) longitudinalis dorsalis	(4) longitudinalis ventralis
Hancock 1858	adjustors	occlusors	divaricators
Lacaze-Duthiers 1861	adducteurs latéraux	adducteurs médians	abducteurs
Kowalewsky 1874	äußerer Schließmuskel	innerer Schließmuskel	äußerer Öffnungsmuskel
Davidson 1886—88	[Lacaze-Duthiers, Hancock]		
Delage & Hérouard 1897	adducteurs latéraux	adducteurs médians	abducteurs
Thomson 1927	lateral adductors	median adductors	diductors

Terebratulidae und Rhynchonellidae	(1) Musculus transversus anterior		(2) Musculus transversus posterior		
	(1a) pars interna	(1b) pars externa	(2b) externus		(2a) internus
Gratiolet 1857	adducteur principal	adducteur accessoir	diducteurs principaux		divaricateurs accessoires
Hancock 1858	anterior occlusor	posterior occlusor	divaricator		
Zittel 1876—80	adductores anteriores	adductores posteriores	divaricatores anteriores	Schloßmuskel	divaricatores accessorii
Shipley 1883	occlusor		divaricator		
Schulgin 1885	occlusor biceps (Zuschließer)		divaricatores ventrales	Aufschließer	divaricatores dorsales
Davidson 1886—88	adductors or occlusors		divaricators		accessory divaricators
Oehlert 1887	adducteurs		diducteurs		diducteurs accesseurs
Hall & Clarke 1892	adductor anterior	adductor posterior	diductors	opening muscles	accessory diductor
Ekman 1896	occlusor		divaricator		divaricator accessorius
Delage & Hérouard 1897	adducteur supérieur	adducteur inférieur	abducteurs principaux	divaricateurs	abducteurs accessoires
Blochmann 1900	occlusor = Schalenschließer				
Blochmann 1912	occlusor = Schalenschließer		divaricator	Schalenöffner	divaricator accessorius
Thomson 1927	adductors or occlusors		diductors or divaricators		accessory diductors

Terebratulidae und Rhynchonellidae	(3) Musculus longitudinalis dorsalis	(4) Musculus longitudinalis ventralis	
		(4a) internus	(4b) externus
Gratiolet 1857	muscle de la paire inférieur	muscle de la valve supérieur	
Hancock 1858	adjustor dorsalis	peduncular muscle	ventral adjustor
Zittel 1876—80	adjustores	hintere adjustores = Stielmuskeln vordere	
Shipley 1883	dorsal adjustor	ventral adjustor	
Schulgin 1885	adjustores dorsales (Aufrichter)	adjuvatores ventrales = Aufrichter	
Davidson 1886—88	dorsal adjustors		ventral adjustors
Oehlert 1887	pédonculaires dorsaux	pédonculaire médian	pédonculaires ventraux
Hall & Clarke 1892	dorsal pedicle muscles	median pedicle muscle	ventral pedicle muscle
Ekman 1896	adjuvator dorsalis	Kapselband	adjuvator ventralis
Delage & Hérouard 1897	rotateur ou adjusteur dorsal	pédonculaire [ligament]	rotateur ou ajusteur ventral
Blochmann 1900			
Blochmann 1912	dorsaler adjustor		ventraler adjustor
Thomson 1927	dorsal pedicle-muscle or adjustor	median pedicle-muscle	ventral pedicle-muscle or ventral adjustor

Weise die Magen-Drüsen bildet (Figur 157 *a* und *b*, *q*; 6, *j*). Nur *bei den Tieren der linguliden Reihe* gehen vom Magen mehrere Drüsen aus: zu dem eigentlichen Paare kommen noch 1 oder 2 Paare hinzu, die jedoch weiter hinten vom Magen sowie auch vom Darm aus gehen (Figur 184 *a*, *s. g. o.* und am Darm in Höhe von *r.*); ihre Einmündungen können den Durchmesser des Darmes erreichen. — Die Art der Verzweigung, sowie die Lappenbildung und die Struktur der letzten Ausläufer ist *bei den Familien* verschieden. *Bei der linguliden Reihe* sind die Drüsen lappenförmig und gelb gefärbt. Immer 4 der Endverzweigungen hängen zusammen und sind durch eine dünne Wand voneinander getrennt. *Bei allen anderen Brachiopoda* sind diese Ausläufer fingerförmig; sie unterscheiden sich aber durch ihre verschiedene Länge und Struktur. *Bei den Thecideidae* sind sie lang und wenig verzweigt (Figur 191), *bei den Terebratulidae und Rhynchonellidae* sind in ihren Wandungen Leisten aus Stützsubstanz eingelagert, die *bei den Terebratulidae* bandförmig der Längsachse parallel laufen und die *bei den Rhynchonellidae* in spiraligen oder gebogenen Linien angeordnet sind.

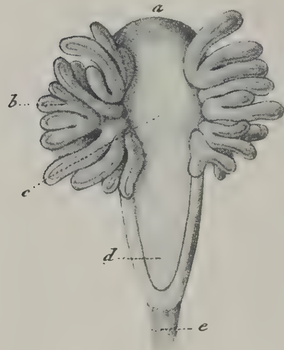


Figur 190. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — *Terebratulina septentrionalis* Couthouy: *Entstehung der Mitteldarm-Drüsen als einfache Aussackungen des Darmes.* (*c*) Cardia; (*cr*) Armstützen; (*m*) Mund; (*oe*) Ösophagus; (*s*) Magen; (*t*) Tentakel. (Nach Morse 1871)

Entsprechend ihrer Entstehung aus der Wand des Darmkanals (Figur 190) haben die Magen-Drüsen ein ähnliches Epithel wie der Magen. Zwischen den hohen und bewimperten Zylinder-Zellen liegen jedoch Drüsen-Zellen, deren breiter Körper der Stützsubstanz aufliegt, während ein dünner Ausführgang bis zur Oberfläche des Epithels reicht. Es wurden auch noch andere Zellen beschrieben, doch bedürfen diese Beobachtungen neuer Untersuchungen an frischem Material.

Der Darm ist *nur bei denjenigen Familien* in einen Dünndarm und einen Enddarm deutlich getrennt, bei denen er mit *einem After* ausmündet und die daher eine physiologische Sonderung im Darm-Abschnitte ausnutzen können. *Bei der linguliden Reihe ist* der Dünndarm durch eine Rinne im hohen Darm-Epithel gekennzeichnet, die sich schraubenförmig vom Magen bis zum Enddarm zieht und durch sehr niedrige Epithel-Zellen hervorgerufen wird. *Bei den Craniidae* kommen Sekret-Zellen mit körnigem Inhalt vor, die an der Basis des Epithels liegen und feine Ausläufer zum Darmlumen entsenden; diese Zellen wurden *bei den übrigen Brachiopoda* noch nicht beobachtet. Der ganze Enddarm wird durch ein feinmaschiges Nervennetz innerviert, das zwischen den Basen der Epithel-Zellen liegt. Das umgebende Zölom-Epithel hat eine kräftige Muskulatur entwickelt, die zunächst als Längsmuskulatur ausgebildet ist und gegen Ende des Darmes von einer Ringmuskulatur abgelöst wird. Darm

Der Darm ist *bei den* ***Thecideidae, Terebratulidae*** *und* ***Rhynchonellidae*** geschlossen. *Bei der ersten Familie* ist er kurz und ungegliedert (Figur 191), *bei der nächsten* relativ länger (Figur 157 ***a***, 219 ***a***) und *bei der letzten* in der Medianen nach ventral gebogen; bei dieser endet er in einer kolbenförmigen Erweiterung (Figur 158). — *Bei den* ***Lingulidae*** *und* ***Craniidae*** ist ein After vorhanden; und zwar mündet der in Schlingen liegende Darm *bei der ersten Familie* an der rechten Leibeswand (Figur 184 ***a***, *a*; 185 ***a***, *a*; 185 ***b***, *E.Drm.*), während der Darm *der Craniidae* eine Windung (um 360°) in der Medianebene ausführt und sich auf einer kleinen Vorstülpung der hinteren Leibeswand öffnet (Figur 225 ***b***, *Ap.*). Diese Vorstülpung ist mit dem letzten Darmstück durch die auseinander weichenden dorsalen und ventralen Mesenterien in eine völlig von der übrigen Leibeshöhle getrennte Analkammer eingeschlossen. Während *bei den Craniidae* die Mesenterien noch vollständig vorhanden sind, sind *bei den anderen Familien* nur kleine Reste, vor allem am Ösophagus, zu finden. *Bei den Craniiden* ist außerdem ein Musculus mesenterialis dorsalis und ein Musculus mesenterialis medius ausgebildet (Figur 160). *Bei den übrigen Familien* ist ein solcher Muskel nur selten vorhanden; wohl aber finden wir *fast bei allen Tieren* den entsprechenden Teil des Mesenteriums ausgebildet. Es zieht dann als Band von einem weit nach hinten gelegenen Teile des Darmes zu der hinteren Leibeswand.



Figur 191. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Thecideidae). — *Lacazella mediterranea* Risso: *Darmkanal.* (*a*) Ösophagus; (*b*) Mitteldarm-Drüsen; (*c*) Magen; (*d*) Darm; (*e*) Mesenterium. (Nach Lacaze-Duthiers 1861)

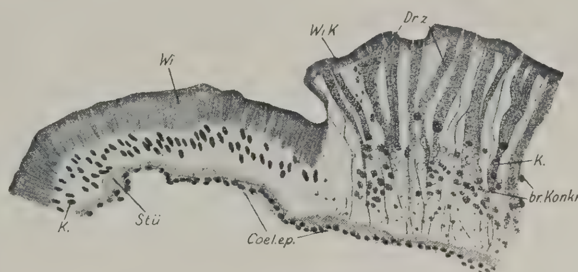
Exkretions-Organe

Die Exkretions-Organe *der einzelnen Familien* sind in ihrer Grundform einander gleich. Sie bestehen aus 2 Teilen: der eine ist auf eine röhrenförmige Einstülpung der äußeren Körperwand zurückzuführen und stellt den eigentlichen exkretorischen Teil dar; der andere Teil ist zölomatischer Herkunft und ist dem Röhrchen als Trichter aufgesetzt (Figur 185 ***a***, *nf* und *nt*; 193 und 194, 196, *gt.*). Dieser Trichter ist als Gonodukt aufzufassen. An die Vereinigung beider Organe ist eine doppelte Funktion gebunden: Ausscheidung der Endprodukte des Stoffwechsels und Entleerung der Leibeshöhle von den reifen Gameten.

Der Trichter besteht aus Stützsubstanz, die völlig vom Zölom-Epithel überzogen ist. Diese Stützsubstanz ist ungleich dick und besitzt radiäre Rinnen und Falten an der inneren Wand des Trichters. Das Epithel dieser Fläche ist am Rande flach und bewimpert, wird aber allmählich pflasterförmig und schließlich zylindrisch mit langen Geißeln je näher es zum verengten Teile liegt (Figur 192). Die große Öffnung des Trichters ist zur Leibeshöhle gekehrt und wird durch das Ileoparietalband und die seitliche Leibeswand offengehalten. Zwischen dem Trichter und dem Röhrchen ist ein besonders enger Durchgang vorhanden, der *bei den Rhynchonellidae* sogar als »Hälschen« (Heller 1932) ausgebildet ist.

Da das Röhrchen aus einer Einstülpung der Leibeswand gebildet wird, ist das Epithel seines Lumens auf das äußere, ektodermale Epithel des Körpers zurückzuführen. Dieses wird von der differenzierten Stützsubstanz der Leibeswand getragen. Von der Leibeshöhle her überzieht das Zölom-Epithel das ganze Exkretions-Organ. Der Verlauf des Röhrchens ist stark gewunden und hat

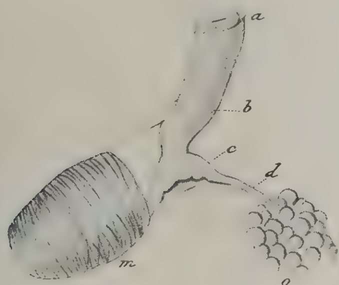
— bei den meisten der untersuchten Tiere — in seinem mittleren Teile ein stark pigmentiertes Epithel. Diese Färbung wird von gelben Vakuolen in den Zellen hervorgerufen.



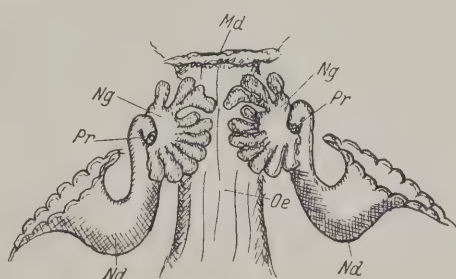
Figur 192.

Figur 192. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — *Lingula-Art: Exkretions-Organ, Übergang des Trichter-Epithels in Kanal-Epithel.* Querschnitt. (*br.Konkr.*) bräunliche Konkretionen; (*Coel.ep.*) Zölom-Epithel; (*Dr.z.*) Drüsen-Zellen; (*K.*) Kerne des Epithels; (*Stü*) Stütz-Substanz; (*Wi.*) Wimper-Epithel des Trichters; (*Wi.K.*) Wimper-Epithel des Kanals. (Nach Schaeffer 1926)

Die Exkretions-Organe münden entweder an der vorderen Leibeswand oder an den seitlichen Wänden. *Nur bei den Terebratulidae* ist die Austritts-Stelle von einigen zipfelförmigen Ausstülpungen der Leibeswand (external glands, Morse) umgeben, deren Funktion noch unbekannt ist (Figur 194, *Ng.*). Sie umschließen kleine Kalkkörperchen, die in der Stützsubstanz liegen; es ist allerdings fraglich, ob sie von dieser gebildet werden.



Figur 193.



Figur 194.

Figur 193. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Thecideidae). — *Lacazella mediterranea* Risso: (*a*) Mündung des Exkretions-Kanales (*b*); (*c*) Trichter; (*d*) (Gastro- oder) Ileoparietalband; (*m*) Musculus transversus posterior; (*o*) Ovar. (Nach Lacaze-Duthiers 1861)

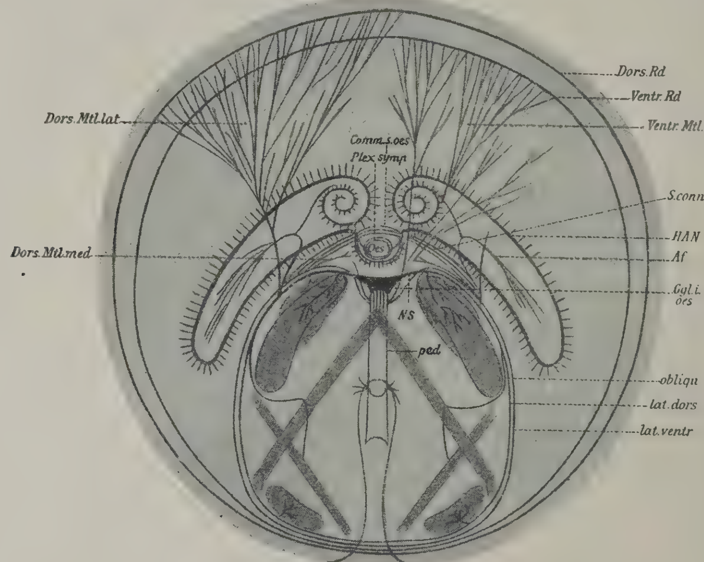
Figur 194. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — *Terebratulina retusa* Linnaeus: *Exkretions-Organe.* Dorsal. (*Md*) Mund-Öffnung; (*Nd*) Nephridialröhrchen; (*Ng*) Außendrüse; (*Pr*) Nephrostom; (*Oe*) Ösophagus. (Nach Heller 1932)

Die Form der Exkretions-Organe ist *bei den einzelnen Familien* verschieden: *bei den* ***Lingulidae*** ziehen sie als lange, flache Schläuche von hinten nach vorn längs den Seitenwänden durch den Körper, *bei den* ***Craniidae*** und *bei den* ***Thecideidae*** sind sie sehr kurz und auf den vorderen Teil des Hinterkörpers beschränkt. Ähnlich verhalten sich die Exkretions-Organe *der* ***Terebratulidae,*** bei denen sie jedoch »jagdhornförmig« (Heller 1932) gebogen sind. *Bei den* ***Rhynchonellidae*** sind stets 2 Paare von Exkretions-Organen ausgebildet; sie sind kurz und liegen der Körperwand dicht an (Figur 158). Zwischen diesen beiden Paaren bestehen keine Form- oder Funktions-Unterschiede. Die Trichter des vorderen Paares werden von den Gastroparietalbändern, die

des hinteren Paares von den Ileoparietalbändern offen gehalten. Obwohl die ontogenetische Entwicklung dieser 2 Paare noch völlig unbekannt ist, hat diese einzigartige Erscheinung zu vielen Hypothesen Anlaß gegeben.

Nerven-System

Wenn wir von den Arbeiten Hancocks (1850 bis 1858) absehen, die heute nur noch von historischem Werte für die Kenntnis des Nerven-Systems sind, so sind wir auf die Untersuchungen von van Bemmelen 1883 an *Gryphus vitreus* Born



Figur 195. Vermes oligomera: Brachiopoda (Lingulidae). — *Discinisca lamellosa* Broderip: *schematische Übersicht über das Nerven-System.* Dorsal. Die Musculi transversi anteriores »sind — um Platz zu gewinnen — nach der Seite und nach hinten von dem Ösophagus abgerückt«. (*Af.*) Nerven des Armfeldes; (*Comm.s.oes.*) Supraösophagealkommissur; (*Dors.Mtl.lat.*) seitliche dorsale Kragen-Nerven; (*Dors.Mtl.med.*) mittlere dorsale Kragen-Nerven; (*Dors.Rd.*) Rand-Nerv des dorsalen Kragens; (*Ggl.i.oes.*) unteres Schlund-Ganglion; (*HAN.*) Hauptarm-Nerv (Zerebralganglion); (*lat.dors.*) dorsaler Seiten-Nerv; (*lat.ventr.*) ventraler Seiten-Nerv; (*N.S.*) der aus dem unteren Ganglion seitlich hervorgehende Hauptnerven-Stamm; (*obliqu.*) Nervus obliquorum; (*ped.*) Stiel-Nerv; (*Plex.symp.*) Plexus sympathicus; (*S.conn.*) Schlund-Konnektiv; (*Ventr.Mtl.*) Nerven des ventralen Kragens; (*Ventr.Rd.*) Rand-Nerv des ventralen Kragens.
(Nach Blochmann 1900)

und Blochmann 1892 und 1900 an *Lingula unguis* Linnaeus, *Discinisca lameliosa* Broderip und *Crania anomala* Müller angewiesen. Diese Darstellungen geben uns zwar ein Bild von der Lage der Nerven *bei wenigen* (4) *Arten*, aber sie entsprechen in keinem Punkte den modernen Anforderungen. Wir beschränken uns darum auch hier auf die Wiedergabe der Abbildungen und deren Erklärungen und ergänzen sie durch diejenigen Angaben, die *für alle untersuchten Arten* gültig sind.

Aber bereits in dem ersten Punkte weichen beide Autoren voneinander ab. »Das ganze Nerven-System liegt in der vorderen Leibeswand, und zwar eingebettet in der homogenen Stützsubstanz« (van Bemmelen). Blochmann fand dagegen, daß die Hauptmasse der Nerven im ektodermalen Epithel liegt, und daß nur in seltenen Fällen die Nervenfasern die Stützsubstanz durchsetzen. Neue Untersuchungen werden sicher Blochmann Recht geben, da *bei allen Oligomera* nur epitheliale Nerven vorkommen. Über die Form und Natur der Nerven-

fasern erfahren wir nur, daß die Fasermasse »ein Netzwerk von feinsten Fibrillen« ist, und daß die Nerven-Zellen »wie überhaupt die meisten Zellen der Brachiopoden, sehr klein und daher schwierig zu untersuchen« sind. »Es ist mir (van Bemmelen) nicht gelungen, Ausläufer an ihnen wahrzunehmen«. Alle anderen Angaben sind völlig unsicher und erfordern eine Nachuntersuchung an frischem Material (Figur 195 und 196).

Figur 196.

Figur 196. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA. — *Gryphus vitreus* Born: »*Die vordere Leibeswand einer weiblichen Terebratula vitrea* entkalkt und nach Entfernung des Arm-Apparates, des Darmkanales und der anhängenden Schließmuskeln auf dem Objektträger flach ausgebreitet, und von der Innenseite bei schwacher Vergrößerung betrachtet. Man sieht das zentrale Nerven-System mit der Schlundkommissur (*comm.*) und dem oberen und unteren Schlundknoten-Paare (*g.s.*) und (*g.i.*); die von diesen Centra entspringenden oberen, unteren und vorderen Arm-Nerven (*s.a.n.*, *i.a.n.*, *v.a.n.*) und die Mantel-Nerven (*d.m.n.*, *v.m.n.*). Unter der Mund-Öffnung hindurch verläuft der zirrentragende Wulst (*c.w.*), über ihr die damit parallele Epithelfalte (*e.f.*); beide sind so nahe wie möglich an der Armwand abgeschnitten, um das Präparat durchsichtiger zu machen. Oberhalb des Ganglion supraoesophageum sieht man beiderseits die Kommunikations-Öffnung der großen Armkanäle mit der Leibeshöhle.

Von dem durchschnittenen Schlunde aus verlaufen in der Medianlinie die ebenfalls abgeschnittenen dorsalen und ventralen Mesenterien nach oben und unten, in der Figur ist also nur ihre Einpflanzungslinie zu sehen. Zu dieser wenden sich einige feine Nervenfasern, welche sich in die Mesenterialmembran verzweigen. Auch in dem Raume zwischen dem Vorderrande des unteren Schlundknotens und dem Hinterrande des Ösophagus, wo sich sehr regelmäßige bogenförmige Linien von erhöhten Epithel-Zellen finden, verzweigen sich einige feine Nerven-Ästchen. Seitlich vom unteren Schlundnerven-Zentrum sieht man den von reifen Eiern gefüllten Geschlechts-Trichter, dessen innere Mündung vom Ileoparietalbande, das vom Darme losgeschnitten ist, gestützt wird. Dieses Band setzt sich fort in der Genitalfalte, welche Ei-Zellen in verschiedenen Stadien der Entwickelung trägt und an ihrem Anfang das dickwandige Bläschen zeigt, das von Hancock als akzessorisches Herz gedeutet wird.«

(*a.w.*) Armwand; (*bl.*) Bläschen an der Genitalfalte (akzessorisches Herz Hancocks); (*comm.*) Schlund-Kommissur; (*dm.*) dorsaler Kragen; (*d.m.n.*) dorsaler Kragen-Nerv; (*e.f.*) Epithelfalte; (*ei.*) Ei-Zellen; (*e.w.*) Epithelwulst; (*g.f.*) Genitalfalte; (*g.i.*) Ganglion infraoesophageum; (*g.s.*) Ganglion supraoesophageum; (*g.t.*) Genitaltrichter; (*i.a.n.*) vom Infraösophagealganglion entspringender Arm-Nerv; (*il.p.b.*) Ileoparietalband; (*mes.n.*) Mesenterialnerv; (*oes.*) Ösophagus; (*ov.*) Ovarium; (*s.a.n.*) vom supraösophagealen Ganglion entspringende Arm-Nerven; (*s.m.n.*) Schließmuskel-Nerv; (*v.a.n.*) vordere Arm-Nerven; (*v.a.w.*) vordere Armwand; (*v.l.w.*) vordere Leibeswand; (*v.m.n.*) ventrale Kragen-Nerven. (Nach van Bemmelen 1883)

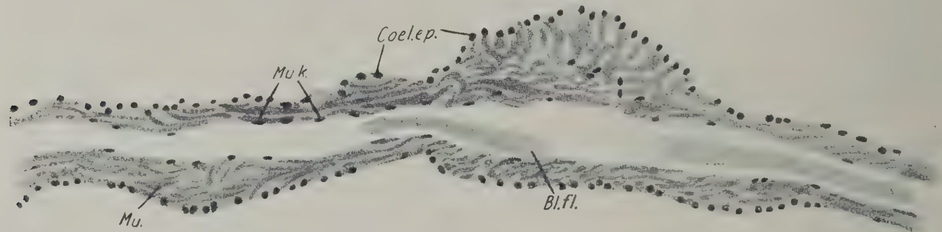
Im Vorderleib (Epistom) findet sich eine kleine Anhäufung von Ganglien-Zellen, die jedoch bis auf einige, feine Nervenzüge beschränkt sein können. Die Hauptmasse dieser Ganglien-Zellen kommt erst in dem verlängerten Epistom, der Armfalte, zur Ausbildung; Blochmann bezeichnete diese Nerven »als ungeheuer verlängerte Zerebralganglien«. — Die zweite Anhäufung von Ganglien-Zellen liegt auf der Grenze zwischen dem Mittel- und Hinter-Leib. Auch dieser Ganglienkomplex entsendet nach den Armen kräftige Nerven-Stämme, die »reichlich Ganglien-Zellen der kleineren Art« enthalten. Von diesen Nerven-Stämmen dringen in den Abständen der einzelnen Tentakel feine Äste

durch die Stützsubstanz des Armes bis zur Basis der Armrinne und verschmelzen hier zu einem Längsnerven (Figur 174, *Armrinne*). Aber über diesen Nerven hinaus dringen die Nervenäste noch bis zur Wurzel der Tentakel vor und bilden wieder einen Längsnerven (Figur 174, *Nebenarmnerv*).

Beide Ganglien sind die Hauptzentren des Nerven-Systems. Von ihnen aus strahlen die Nerven durch den Körper. Das Schema der Innervierung entspricht in den Hauptzügen allen Angaben.

Blutgefäß-System

Das Blutgefäß-System entsteht aus dem Blastocoel und ist daher nicht von Epithel ausgekleidet. Die Gefäße verlaufen meistens in Spalträumen der Stützsubstanz, die ihrerseits von dem Zölom-Epithel gebildet und umkleidet ist. An den zentralen Teilen tritt die Stützsubstanz stark zurück und wird von einer Schicht epithelialer Muskelfasern ersetzt. Die häufigen Beobachtungen von Epithel-Zellen in den zentralen Gefäßen wurden von Schaeffer 1926 dadurch erklärt, »daß die meisten Muskelfaserkerne peripher gegen das Herzlumen zu gelegen sind« (Figur 197, *Mu. k.*) und dadurch den Eindruck eines Pseudoendothels erwecken (Figur 199, *Pseudoend.*).



Figur 197. Vermes oligomera: Brachiopoda (Lingulidae). — *Lingula-Art*: *Rückengefäß*, Querschnitt. (*Bl.fl.*) Blutflüssigkeit; (*Coel.ep.*) Zölom-Epithel; (*Mu.*) Muskelfasern; (*Mu.k.*) Muskelkerne, ein Pseudoendothel vortäuschend. (Nach Schaeffer 1926)

Die Untersuchungen über das Blutgefäß-System sind noch sehr lückenhaft. Trotzdem läßt sich aber wohl schon sagen, daß das Schema der Lage und Verzweigung *bei den untersuchten Arten* in den wesentlichsten Zügen übereinstimmt. Über dem Darm ist stets in dem dorsalen Mesenterium (oder in dessen Resten) eine kontraktile Gefäß-Aussackung vorhanden, die als einheitliche Herzblase oder als »eine Anzahl gelblicher, etwa birnförmiger Bläschen« (nur bei *Crania anomala* Müller beobachtet) die Blutflüssigkeit in Bewegung hält (Figur 157 ***a***, *w*; 157 ***b***, *o*; 158, *q*.).

Von diesem Herzen läuft eine »Vene« nach vorn bis zum Ösophagus, dort teilt sie sich und entsendet nach jeder Körperseite einen Ast, der in den Armkanal eindringt und dort in jeden Tentakel einen blind endigenden Seitenzweig abgibt. Ventral vom Ösophagus verschmelzen die Armgefäße beider Seiten in der Medianebene.

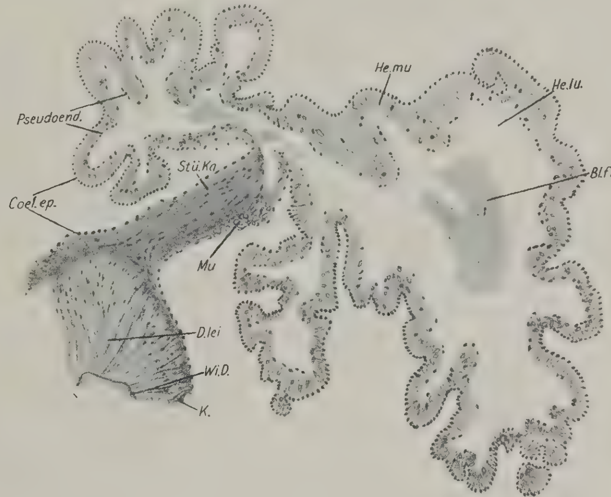
Hinter dem Herzen teilt sich das Gefäß in 2 Äste, von denen sich ein jeder wiederum sehr bald in ein vorderes, dorsales und ein hinteres, ventrales Kragengefäß spaltet. — Das vordere, dorsale Kragengefäß läuft auf kürzestem Wege in die Kragenhöhle, verzweigt sich entsprechend den Aussackungen dieser Höhle und endet blind in ihren letzten Ausläufern. — Das hintere, ventrale Kragengefäß macht erst einen Umweg, bevor es in die ventrale Kragenhöhle einmündet: es läuft auf dem Ileoparietalbande entlang und begleitet das Exkretions-Organ.

Auf diesem Wege lockert es sich (*bei den Lingulidae und Craniidae*) zu einem Lakunen-System auf, das die Grundlage für die Geschlechts-Organe bildet (Figur 202 bis 206, *Stüs.*). Nachdem es noch einige kleine Seitenäste abgegeben hat, verschwindet es in der ventralen Kragenhöhle, in der es sich in gleicher Weise verzweigt wie das dorsale. — In den Kragenhöhlen verlaufen Gefäße in den den Schilden anliegenden Wänden. Auf ihnen entwickeln sich *bei den Craniidae, Terebratulidae und Rhynchonellidae* die Gonaden.



Figur 198.

Figur 198. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). – *Lingula-Art: Querschnitt durch Blutlakunen in dem den Darm begleitenden Teil des Ileoparietalbandes.* (*Bl.fl.*) Blutflüssigkeit; (*Coel.ep.*) Zölom-Epithel; (*Stü.*) Stützsubstanz; (*Stü.k.*) Stützsubstanz-Kerne. (Nach Schaeffer 1926)



Figur 199.

Figur 199. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — *Lingula-Art: Übersichtsbild des Herzens.* Aus einer Sagittalschnittserie. (*Bl.fl.*) geronnene Blutflüssigkeit; (*Coel.ep.*) Zölom-Epithel; (*D.lei.*) die quergeschnittene kammförmige Darmleiste; (*He.lu.*) Herzlumen; (*He.mu.*) Herzmuskulatur; (*K.*) Kern des Darm-Epithels; (*Mu.*) die Muskulatur auf der Distalseite des Stützlamellen-Kammes; (*Pseudoend.*) Pseudoendothel; (*Stü.Ka.*) Stützsubstanz-Kamm; (*Wi.D.*) Wimper-Epithel des Darmes. (Nach Schaeffer 1926)

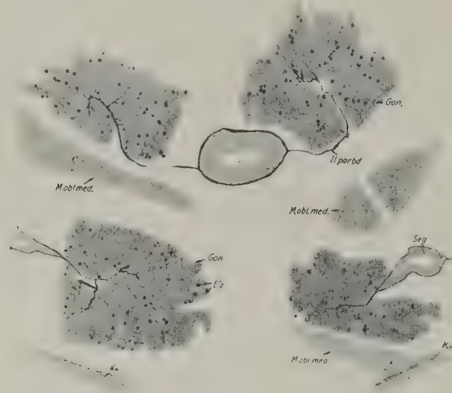
Das Blutgefäß-System ist geschlossen und enthält eine Flüssigkeit, in der keine Zellen beobachtet worden sind. Durch Fixierungsmittel koaguliert das Blut und fällt in Flocken aus, die vielfach als Zellen gedeutet worden sind.

Bei allen Brachiopoda liegen die Gonaden zwischen dem parietalen Zölom-Epithel des Hinterleibes. Sie können sowohl an den Wänden der zentralen Leibeshöhle (***Lingulidae***), als auch an den Wänden der Ausläufer liegen, die diese Höhle in den Kragen entsendet (***Thecideidae, Terebratulidae*** und ***Rhynchonellidae***). Von den Wänden der zentralen Leibeshöhle dringen sie jedoch in die freie Leibeshöhle vor, werden dann aber von Vorstülpungen der Leibeswand (den Gastroparietal- und Ileoparietalbändern) getragen. Die Geschlechts-Organe der ***Craniidae*** liegen sowohl in der zentralen Höhle als auch in den Kragenhöhlen. Geschlechts-Organe

Trotz der häufigen Beschreibungen besitzen wir doch nur eine Untersuchung, die die Anatomie und den Entwicklungsvorgang dieser Organe ausreichend behandelt. Diese Arbeit von Senn (1934) hebt sich weit über das Maß der üblichen Schriften hinaus. Es ist das Verdienst von Senn, die Getrenntgeschlechtlichkeit *aller anatomisch bekannten Brachiopoda* (mit Ausnahme der »in

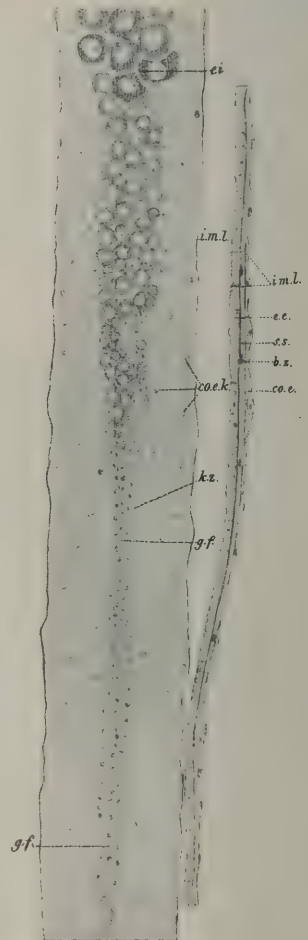
Neapel vorkommenden *Argyrotheca-Arten*«, bei denen Hermaphroditismus herrscht) nachgewiesen und damit eine alte Streitfrage beseitigt zu haben.

Bei den **Tieren der linguliden Reihe** entstehen die Gameten an den freien Rändern der Ileoparietalbändern, und zwar nehmen sie entsprechend der jederseitigen 2-Teilung dieses Bandes auf jeder Körperseite gleichzeitig an 2 Stellen ihren Ursprung: längs des Darmes und längs des Exkretions-Organes (Figur 200). Die Stützsubstanz, die auch schon die Grundlage des



Figur 200.

Figur 200. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — *Lingula-Art: Übersichtsbild der 4 Gonaden-Gruppen.* (*Eiz.*) Ei-Zellen; (*Gon.*) Gonade; (*Il.par.bd.*) Ileoparietalband; (*K.w.*) Körperwand; (*M.obl.med.*) Musculus longitudinalis ventralis internus; (*Seg.*) Segmentalorgan. (Nach Schaeffer 1926)



Figur 201.

Figur 201. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae) — *Macandrevia cranium*, Müller: *Flächenansicht eines vorderen fortwachsenden Endes eines Ovariums.* »An der oberen Seite der Figur sind die sich entwickelnden Ei-Zellen sichtbar, an der unteren ist das Epithel der Genitalfalte noch durchaus indifferent. Zu beiden Seiten sind die Kerne des Zölom-Epithels eingezeichnet.« (*co.e.k.*) Kerne des Zölom-Epithels; (*ei*) Ei-Zellen; (*gf*) Genitalfalte; (*i.m.l.*) innere (oder freie) Lamelle des Kragens; (*k.z.*) Kerne der Ei-Zellen; — (*co.e.*) Zölom-Epithel; (*b.z.*) Bindegewebs-Zellen; (*s.s.*) Stütz-Substanz; (*e.e.*) Ektoderm-Epithel. (Nach van Bemmelen 1883)

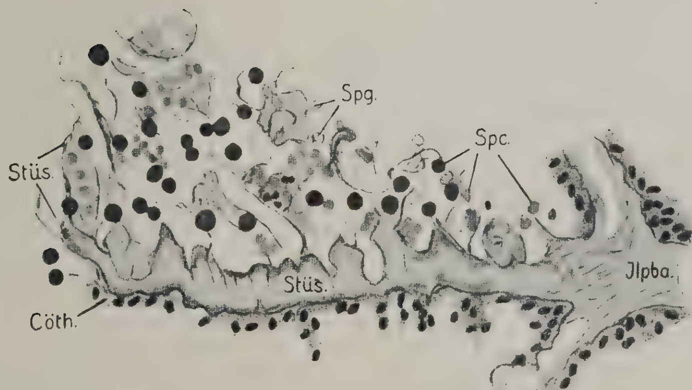
Ileoparietalbandes bildet und die an allen freien Flächen von Zölom-Epithel überzogen war, ist auch hier formgebend. Sie ist in feine Zipfel aufgelappt und ausgefranst und innerlich zu einem Blutgefäß aufgelockert (Figur 202 bis 206, *Stüs.*). In dem Grad dieser Aufspaltung besteht der hauptsächlichste mikroskopische Unterschied zwischen beiden Geschlechtern (männliche Organe: Figur 202 bis 205; weibliche Organe: Figur 206 bis 208). *Bei den männlichen Tieren* sind die Ränder stark gezipfelt, *bei den weiblichen* ist die Aufspaltung aber nur angedeutet, dafür sind bei ihnen die einzelnen Keimlamellen länger und in viele Windungen gelegt. Das Zölom-Epithel des Ileoparietalbandes wird an den freien Rändern von dem

Keim-Epithel abgelöst. Und zwar bildet es sich *bei den männlichen Tieren* meistens nur auf der einen Fläche, während es *bei den weiblichen* beide Flächen überzieht. Nach der Ansicht der Autoren sollen die Geschlechts-Zellen direkt aus dem Zölom-Epithel entstehen, da es den Anschein erweckt, als ob ein allmählicher Übergang vom einen zum anderen vorhanden sei (Figur 201). Wahrscheinlich

Figur 202. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — *Lingula nipponica* Hayasaka: *Schnitt durch einen unreifen Hoden.* (*Cöth.*) Zölom-Epithel; (*K.*) Kern der Epithel-Zellen; (*Kmz.*) Keim-Zellen; (*Spg.*) Spermatogonien; (*Stüs.*) Stützsubstanz. Vergrößerung 900-fach. (Nach Senn 1934)



Figur 202.



Figur 203. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — *Lingula nipponica* Hayasaka: *Schnitt durch einen jungen Hoden.* (*Cöth.*) Zölom-Epithel; (*Ilpba.*) Ileoparietalband; (*Spc.*) Spermatozyten; (*Spg.*) Spermatogonien; (*Stüs.*) Stütz-Substanz. Vergrößerung 900-fach. (Nach Senn 1934)

wird aber bereits eine Differenzierung auf frühester Entwicklungsstufe vorliegen, so daß das Keim-Epithel ein Loch in dem Zölom-Epithel ausfüllt (Figur 202).

In ihren frühen und wenig differenzierten Stadien gleichen die Keim-Zellen beider Geschlechter einander so sehr (Figur 202 und 206), daß eine Geschlechtsbestimmung nicht an ihnen, sondern nur an der Art der Verzweigung des Ileoparietalbandes festgestellt werden kann. (Die Untersuchungen sind von Senn an einer *unbenannten Art der Gattung Lingula* Bruguière angestellt worden.)

S p e r m a t o g e n e s e. Die Spermatogonien (Figur 202 und 203, *Spg.*) sind mikroskopisch an ihrem deutlich färbbaren Kern und der feinen Umhüllung der

Zelle erkennbar. Doch bereits zu Beginn der Wachstumsperiode verschwindet sowohl die Färbbarkeit des Kerns als auch die Zellwand: die ganze Zelle wird einheitlich eosinophil. Senn bewies nun, daß diese »roten Kugeln« Spermatozyten 1ter Ordnung sind (Figur 202, *Kmz.*; 203 und 204, *Spc.*). Gegen Ende der Wachstumsperiode ändert sich die Farbreaktion und die Zellen wandeln sich um zu »Kugeln mit cyanophilen Körnchen« = Spermatozyten 2ter Ordnung. Die Reifeteilung wird dadurch eingeleitet, daß der Kern wieder färbbar wird (basophil). Beide Teilungsschritte folgen schnell aufeinander, so daß der einheitliche Kern bald in 4 Teile zerfällt (= Spermatiden, Figur 204, *K.*). Während im reifenden Hoden alle Stadien der Spermatogenese noch nebeneinander zu finden sind und dadurch die Deutung des Prozesses sehr erschweren, kommen im reifen Hoden nur noch Spermatiden und reife Spermien vor. Und zwar geschieht die Umwandlung in Spermien zunächst in den peripheren Zonen dieses Organs und dringt von dort nach innen gegen das Ileoparietalband vor (Figur 205, *Sp.*). Die Keim-Zellen liegen bis zuletzt an den feinen Verzweigungen dieses Bandes nebeneinander gereiht und lösen sich dann aber, fallen in die Leibeshöhle und werden von den Exkretions-Organen auf einmal ausgeschieden (Yatsu 1902).



Figur 204. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA. — *Lingula nipponica* Hayasaka: *Schnitt durch einen reifenden Hoden.* (*Cöth.*) Zölom-Epithel; (*K.*) Kerne der Spermatiden; (*Spc.*) Spermatozyten; (*Spt.*) Spermatiden; (*Stüs.*) Stütz-Substanz. Vergrößerung 900-fach. (Nach Senn 1934)



Figur 205. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — *Lingula nipponica* Hayasaka: *Schnitt durch einen reifen Hoden.* (*Cöth.*) Zölom-Epithel; (*Sp.*) Spermien; (*Stüs.*) Stütz-Substanz. Vergrößerung 900-fach. (Nach Senn 1934)

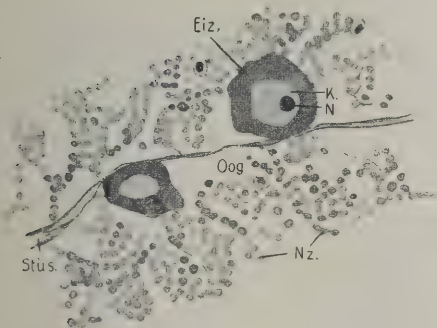
Oogenese. Schon vor der Ausbildung der Oogonien scheint eine Differenzierung der ursprünglich gleichartigen Keim-Zellen in künftige Nähr-Zellen einerseits und Oogonien anderseits vorangegangen zu sein. Die Oogonien gleichen äußerlich den Spermatogonien und die Nähr-Zellen (= »eosinophile Kugeln«) den Spermatozyten 1ter Ordnung (Figur 207). Die Oogonien wachsen bald zu Oozyten heran und vergrößern sich dadurch, daß sie die Nähr-Zellen mit plas-

matischen Fortsätzen umgreifen und »fressen« (alimentäre: und zwar phagozytäre oder nutrimentäre Ei-Bildung, Figur 208). Während der Ei-Bildung ändert sich das mikroskopische Bild der Zelle in charakteristischer Weise, denn sowohl die Farbreaktionen des Kern- und Ei-Plasmas, als auch die Struktur und die Lagebeziehungen der Organelle untereinander zeigen einen typischen Ablauf des Wachstumsgeschehens (Näheres bei Senn). Das reife Ei löst sich von dem Ileoparietalbande, fällt in die Leibeshöhle und wird durch die Exkretions-Organe ausgeschieden, — wenn *ein geschlechtsreifes männliches Tier* in der Nähe ist. Fehlt dieser äußere Anlaß zum Ausstoßen der Eier, dann sollen (nach Senn) die Eier gar nicht vom Ileoparietalbande gelöst werden, sondern langsam degenerieren. Derartige »Abortiv-Eier« glaubt er häufig gesehen zu haben.

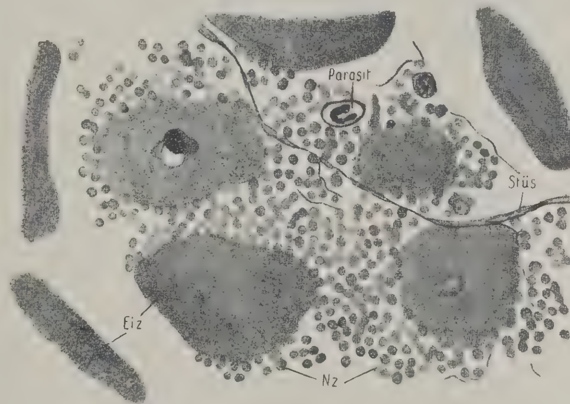


Figur 206. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — *Lingula nipponica* Hayasaka: *Schnitt durch ein unreifes Ovar.* (*Cöth.*) Zölom-Epithel; (*Kmz.*) Keim-Zellen; (*Stüs.*) Stütz-Substanz. Vergrößerung 900-fach. (Nach Senn 1934)

Die Reduktionsteilung des Eies wird erst durch die Befruchtung ausgelöst.



Figur 207.



Figur 208.

Figur 207. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — *Lingula nipponica* Hayasaka: *Schnitt durch ein junges Ovar.* (*Eiz.*) Ei-Zelle; (*K.*) Kern und (*N.*) Nucleolus der Ei-Zelle; (*Nz.*) Nähr-Zellen; (*Oog.*) teilungsfähige Zölothel-Zellen = Oogonien; (*Stüs.*) Stütz-Substanz. Vergrößerung 900-fach. (Nach Senn 1934)

Figur 208. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — *Lingula nipponica* Hayasaka: *Schnitt durch ein reifes Ovar.* (*Eiz.*) Ei-Zellen; (*Nz.*) Nähr-Zellen; (*Stüs.*) Stütz-Substanz. Vergrößerung 485-fach. (Nach Senn 1934)

Bei den Tieren der disciniden Reihe liegen die Geschlechts-Organe ebenfalls nur in der zentralen Leibeshöhle. Sie entstehen aber nicht nur an den Ileoparietalbändern, sondern auch an den Gastroparietalbändern. *Die Geschlechter* sind getrennt und unterscheiden sich bereits durch die verschiedene Farbe der Geschlechts-Organe.

Die Craniidae bilden die einzige Familie, bei denen die Gonaden jederseits von 3 Stellen im Hinterleib entspringen: zunächst auch in

der zentralen Leibeshöhle am Ileoparietalbande, dann aber ferner in den dorsalen und ventralen Kragenhöhlen. Die Geschlechter sind getrennt. *Die männlichen Organe* sind »blaß-weißlichgelb« gefärbt, *die weiblichen* »gelblich bis bräunlichrot«. Die alimentäre Ei-Bildung ist follikulär (auxilläre Ei-Bildung).

Die Geschlechts-Organe ***der Thecideidae*** liegen in der zentralen Leibeshöhle des Hinterleibes. *Die männlichen Organe* sind bohnenförmig; ihre Oberfläche ist glatt, *die weiblichen Organe* sind traubenförmig und ihre Oberfläche ist grob-granuliert. Nähere Untersuchungen fehlen noch.

Die Gameten werden von den Exkretions-Organen entleert; dabei gelangen die Eier aber nicht in das freie Wasser, sondern werden in einer unpaarigen, medianen Einstülpung der ventralen Leibeswand (Bruttasche) an den beiden ältesten Tentakeln (Brut-Tentakeln) befestigt (Figur 221 ***a*** bis ***c***). Wo die Befruchtung stattfindet, ist noch unbekannt. — *Die Thecideidae* sind *die einzigen Brachiopoda*, bei denen sich die Schilde *der weiblichen Tiere* von denen *der männlichen* unterscheiden; wenn auch diese Differenzen nur sehr gering sind.



Figur 209. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — *Macandrevia cranium* Müller: *Querschnitt durch einen Hoden.* (*Gb.*) Genitalband; (*Lak.*) Hohlraum; (*Spc.*) Spermatozyten; (*Spg.*) Spermatogonien; (*Spt.*) Spermatiden. Vergrößerung 110-fach. (Nach Senn 1934)

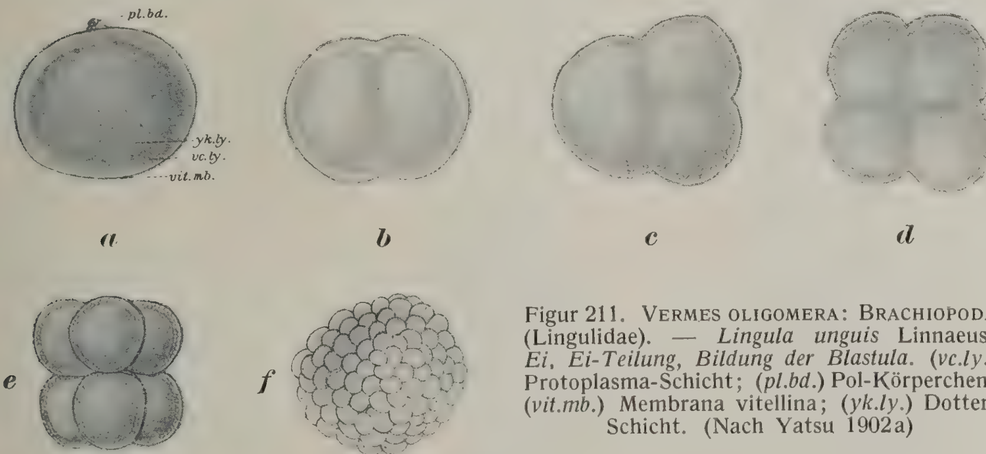
Bei den Terebratulidae *und* ***Rhynchonellidae*** sind die Geschlechts-Organe außerordentlich übereinstimmend. Sie liegen gewöhnlich in den Höhlen des dorsalen und des ventralen Kragenlappens (Figur 157 ***b***, *m*); sie können nun entweder in jedem Lappen U-förmige Schleifen rechts und links von der Medianen bilden, wobei das gebogene Stück in die zentrale Höhle ragt (zum Beispiel bei *Magellania flavescens* Lamarck) oder es kommt nur zu einfachen, geraden Streifen (zum Beispiel bei *Terebratulina retusa* Linnaeus). *Zwischen den einzelnen Gattungen* bestehen aber noch andere und kleinere Unterschiede, die für die Systematik von Wert sind. Besonders erwähnt sei die hermaphroditische Gattung *Argyrotheca* Dall, bei der nur die Gonaden des dorsalen Kragenlappens ausgebildet sind (Figur 210).

Die Gameten entwickeln sich an Leisten der Stützsubstanz, die in das Lumen der Kragenhöhlen vordringen (Figur 209, *Gb.*), und deren Ränder *bei den Hoden* stärker gelappt sind als *bei den weiblichen Drüsen*. *Die männlichen Organe* fand Senn nur bei *Macandrevia cranium* Müller in konzentrischen Bildungsschichten angeordnet. In den reifen Ovarien sind stets alle Stadien der Ei-Bildung neben Abortiv-Eiern vorhanden. Die Zyanophilie der jungen Oozyten tritt *nur bei den untersuchten Argyrotheca-Arten* in der gleichen Weise wie *bei der linguliden Reihe* auf; sie stellt sich *bei den anderen Tieren* nicht ein. Die Ei-Bildung ist follikulär. *Bei Terebratulina retusa* Linnaeus *und Gryphus vitreus* Born kommen »neben einem größeren Nucleolus noch 1 oder mehrere nukleolenartige Körperchen« vor. Außerdem finden sich *bei diesen Gattungen* »neben den Follikel-Zellen noch Nähr-Zellen, die samt der Ei-Zelle in einem Follikel-Sack eingeschlossen sind und mit dem Wachstum der Oozyte aufgebraucht werden« (follikulo-nutrimentäre Ei-Bildung).

Bei den hermaphroditischen *Argyrotheca-Arten* liegt der Hodenteil am Eingang der Leibeshöhle in die dorsale Mantelhöhle; der Anteil des Ovars bildet sich an derselben Leiste der Stützsubstanz und schließt sich nach distal an den Hoden an (Figur 210). »Selbstbefruchtung scheint so nicht ausgeschlossen. Ich halte diese Befruchtungs-Art als das Wahrscheinlichere, da die Ei-Zellen, ohne ausgestoßen werden zu müssen, direkt in die Bruttaschen gelangen und hier sofort sich weiter entwickeln. Besonders sprechen hierfür die Beobachtungen bei *Argyrotheca cordata* und ihrer Varietät. Hier sind die wenigen weit entwickelten Embryonen ganz innen, noch mit der Körperhöhle in Verbindung, die weiter entwickelten dagegen liegen immer entfernter davon, und der äußere Teil der gefalteten Bruttaschen, der mit dem Schalenraume in Verbindung steht, zeigt die am weitesten entwickelten.



Figur 210. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — *Argyrotheca cordata* Risso: *Querschnitt durch eine Zwitterdrüse.* (*Eiz.*) Ei-Zelle; (*Fz.*) Follikel-Zelle; (*Gb.*) Genitalband; (*Spc.*) Spermatozyten; (*Spt.*) Spermatiden. Vergrößerung 215-fach. (Nach Senn 1934)

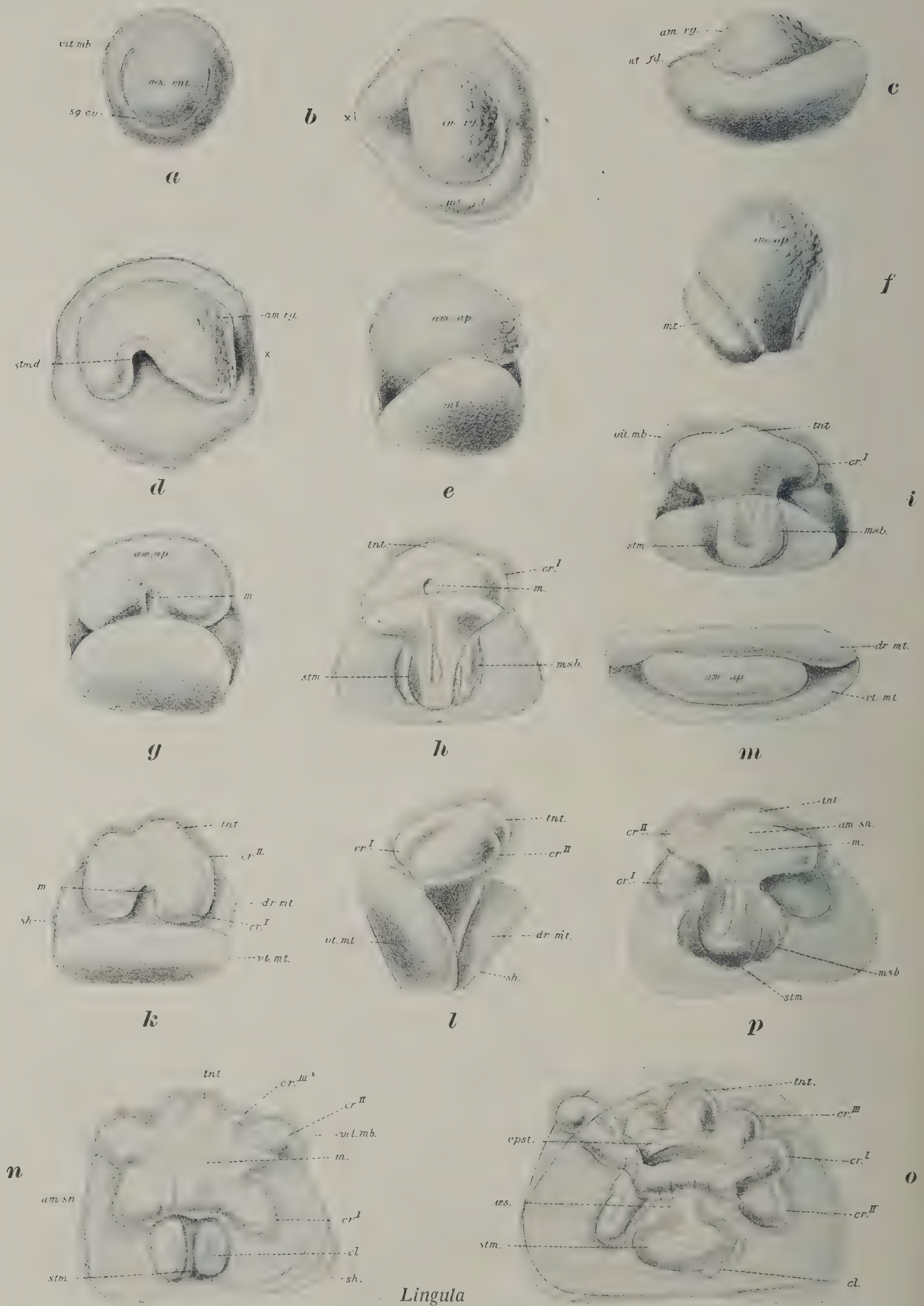


Figur 211. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — *Lingula unguis* Linnaeus: *Ei, Ei-Teilung, Bildung der Blastula.* (*vc.ly.*) Protoplasma-Schicht; (*pl.bd.*) Pol-Körperchen; (*vit.mb.*) Membrana vitellina; (*yk.ly.*) Dotter-Schicht. (Nach Yatsu 1902a)

Figur 211.

Eine Fremdbefruchtung würde kaum möglich sein, da die Spermien durch die kleinen Öffnungen bis gegen die Leibeshöhle vordringen müßten« (Figur 176 ***a***, *br*; 219 ***b*** bis ***e***, *bd. p.* und *em.*). — *Diese hermaphroditischen Arten* lassen die Gameten anscheinend nicht alle gleichzeitig reifen, sondern nacheinander und unterscheiden sich dadurch *von den übrigen Brachiopoden*, bei denen die Bildung und Entleerung der Gameten periodisch erfolgt.

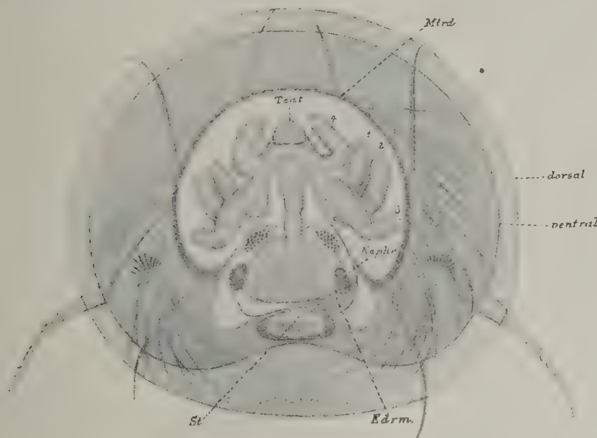
Die Darstellungen der Entwickelung der bisher untersuchten Brachiopoden weichen nicht nur untereinander ab, sondern lassen auch erhebliche Unterschiede *in der Entfaltung der einzelnen Arten* erkennen. Es ist daher verfrüht, das Entwickelungs-Geschehen *einzelner Arten* für das der betreffenden Familie oder gar Ordnung als repräsentativ oder für allgemein gültig zu erklären. Entwickelung



Lingula

Figur 212. Legende auf der nächsten Seite.

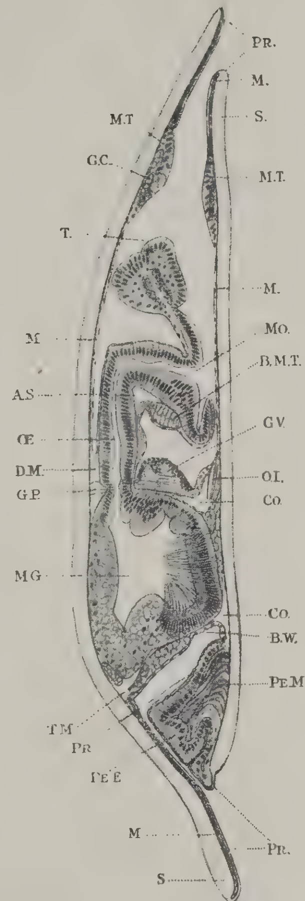
Figur 212. Vermes oligomera: Brachiopoda (Lingulidae). — *Lingula unguis* Linnaeus: *Entwickelung von der Gastrula bis zur jungen Larve.* Die einzelnen Figuren sind von verschiedenen Richtungen gesehen. Erklärungen im Text. (*am.ap.*) Arm-Apparat; (*am.rg.*) Arm-Wulst; (*am.sn.*) Arm-Kanal; (*cl.*) Zölom-Säcke des Hinterleibes; ($cr.^{I}$—^{III}) Tentakel (c^{I} = ältester, c^{III} = jüngster Tentakel); (*dr.mt.*) dorsaler Kragen; (*epst.*) Epistom; (*m*) Mund; (*msb.*) »Mesoblast«; (*ms.ent.*) »Mesentoblast«; (*mt.*) Kragen; (*mt.fd.*) Kragen-Falte; (*oes*) Ösophagus; (*sg.c.v.*) Blastozöl; (*sh.*) Schild; (*stm.*) Magen; (*stm.d.*) Durchbruch des Darmes (der spätere Mund); (*tnt.*) Tentakel; (*vit.mb.*) Membrana vitellina; (*vt.mt.*) ventraler Kragen. Vergrößerung durchschnittlich 240-fach. (Nach Yatsu 1902a)



Discinisca



Larve von St. Catarina

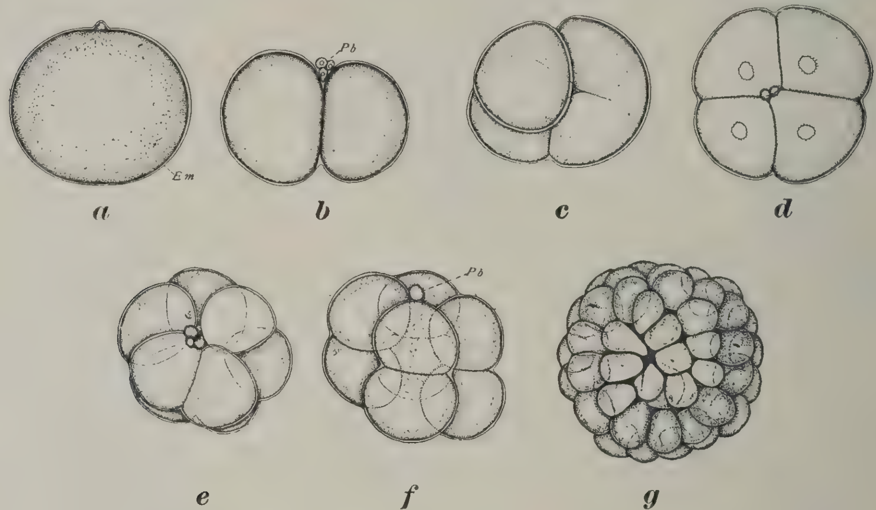


Pelagodiscus

Figur 213. Vermes oligomera: Brachiopoda (Lingulidae). — ***a*** *Discinisca-Art*: *Larve von der dorsalen Seite.* Von den Muskeln sind nur die Musculi transversi anteriores eingezeichnet. (*Edrm.*) Enddarm; (*Mtrd.*) Mantelrand; (*Nephr.*) Nephridien; (*St.*) Stiel; (*Tent.*) Epistom; die Zahlen *1* bis *4* deuten die Reihenfolge der Tentakel-Paare an: *1* = der älteste, *4* = der jüngste Tentakel. Vergrößerung 125-fach. (Nach Blochmann 1898) — ***b*** *Brachiopoden-Larve aus dem Meere von Santa Catarina,* schwimmend. (Nach F. Müller 1860) — ***c*** *Pelagodiscus atlanticus* King: *Sagittalschnitt durch eine Larve.* Das Periostracum ist vollständig erhalten und läßt sich bis in die chitinogene Rinne verfolgen. Der Kragen ist als doppelte Lage von Epithelien gekennzeichnet. (*AS.*) Arm-Kanal; (*B.M.T.*) Musculus brachialis; (*B.W.*) Leibeswand; (*Co.*) Zölom; (*D.M.*) dorsales Mesenterium; (*GC.*) Drüsen-Zellen im Kragen; (*G.P.*) Gastroparietalband; (*G.V.*) ventrales Ganglion; (*M.*) Kragen; (*M.G.*) Mitteldarm; (*Mo.*) Mund; (*M.T.*) verdickte Zone im Kragen; (*OE.*) Ösophagus; (*OI.*) Musculus longitudinalis ventralis internus; (*Pe.E.*) Epithel des Stieles; (*Pe.M.*) Stielmuskeln; (*Pr.*) Periostracum; (*S.*) Schild; (*T.*) Tentakel; (*T.M.*) Musculus transversus posterior. Vergrößerung 300-fach. (Nach Ashworth 1916)

Die Entwickelung von *Lingula unguis* Linnaeus. — Eier und Spermien befruchten sich im Wasser. Die Teilung ist total und äqual (Figur 211). — Bereits auf den frühesten Stadien der Einstülpung ist der Keim deutlich bilateral-symmetrisch, denn die zylindrischen Zellen des vegetativen Poles stülpen sich nicht nur gegen den animalen Pol hin ein, sondern gleichzeitig auch gegen das vordere Ende (den späteren Vorderleib).

Die eingestülpten Zellen umschließen einen Hohlraum (»archenteron«, Yatsu 1902) und geben außerdem noch Zell-Massen in die Furchungshöhle ab, die dann das Mesoderm bilden. Auf diesem Stadium läßt sich der Keim bereits in einen großen Hinterleib mit dorsaler und ventraler Kragen-Anlage (Figur 212 ***c***, *mt. fd.*), und in einen kleinen Teil gliedern, der noch ungesondert den Vorder- und Mittel-Leib enthält (Figur 212 ***c***, *am. rg.*). Diese Sonderung vollzieht sich jedoch bald; und zwar hebt sich der vordere Teil als Vorderleib (»unpaariger Tentakel« (Figur 212 ***h***, *tent.*) vom übrigen Teile, der Armscheibe, ab. Am Rande der Armscheibe entspringen ventral vom Munde die Tentakel-Paare (Figur 212 ***h***, *cr.*^{I}), die sich so lange vermehren, bis sie sich dorsal hinter dem Vorderleibe treffen



Figur 214. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Terebratulina septentrionalis* Couthouy: *Ei, Ei-Teilung, Bildung der Blastula.* (*Em*) Ei-Membran; (*Pb*) Pol-Körperchen. (Nach Conklin 1902)

(Figur 212 ***n*** bis ***p***, *cr.*^{I} *bis cr.*^{III}). In diesem Zustande kann der Arm-Apparat als Schwebe-Organ benutzt werden (Figur 213 ***b***). Denn inzwischen hat sich der Hinterleib auch erheblich verändert. Die Anlagen des Kragens haben sich stark vergrößert und in einen dorsalen und einen ventralen Kragenlappen geteilt (Figur 212 ***f*** bis ***m***, *mt.*, *dr. mt.*, *vt. mt.*); sie können sogar den Arm-Apparat zwischen sich aufnehmen, wenn er zurückgezogen wird. Nach außen hin scheiden die Kragenlappen jetzt die ersten Teile der Schutzschilde, das Protegulum, ab (Figur 212 ***k***, ***l***, ***n***, *sh.*). Die Larvenzeit dauert etwa 14 Tage; dann wächst die Stiel-Anlage bedeutend (Figur 213 ***a***, *St.*) und die einzelnen Organe entwickeln sich direkt. — Eine genauere Untersuchung und Nachprüfung dieses Entwickelungs-Ganges ist unbedingt notwendig.

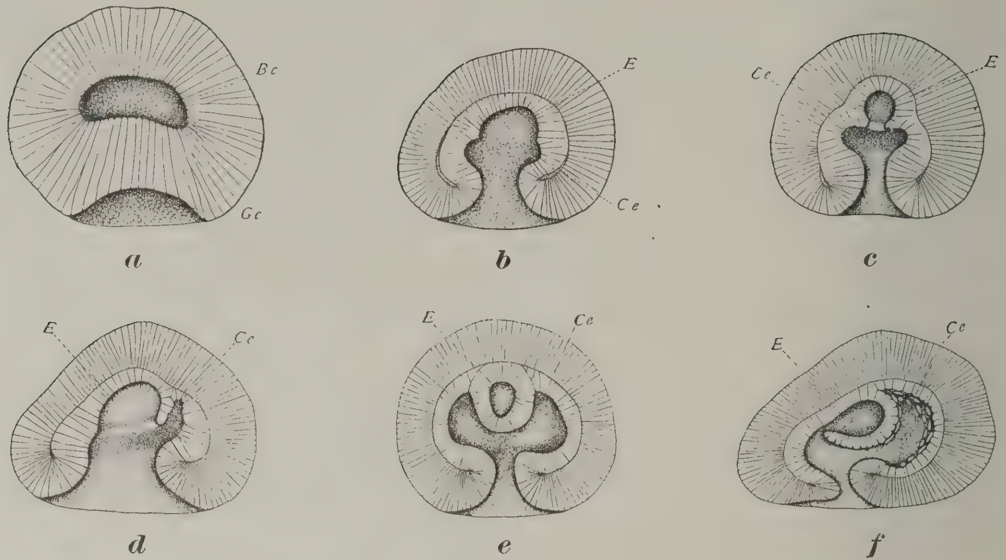
Die Entwickelung von *Terebratulina septentrionalis* Couthouy. — Eier und Spermien werden ins Wasser abgelegt und befruchten sich dort. Die Furchung ist total und äquatorial. Bei den Teilungen treten häufig unregelmäßige Bildungen auf (Conklin 1902 Seite 46). Die typische Invaginationsgastrula ist bereits bilateralsymmetrisch und gleicht in ihren Hauptzügen *der der Chaetognathen*. Denn *auch bei den Brachiopoden* grenzen an der Einstülpungs-Öffnung mesodermale Zell-Elemente (Figur 215, *Ce.*) direkt an das Ektoderm,

während am Grunde der Einstülpung entodermale Zellen liegen, die an keiner Stelle an das Ektoderm grenzen. Zwischen dem Mesoderm und dem Entoderm faltet sich die Zellschicht vor, die beide Hohlräume voneinander trennt (Figur 215 **c** und **d**). Dieser Vorgang wird von äußeren Formveränderungen (Streckung von vorn nach hinten, Anschwellen in der Region des späteren Vorderkörpers) begleitet (Figur 215 ***f***). Darauf schließt sich auch die Einstülpungshöhle und gleichzeitig dringt die Höhle des Mesoderms, das »Zölom«, ventral vom Entoderm bis in den späteren Vorderkörper vor (Figur 215 **d** und *f*, *Ce.*). Das Entoderm wächst auf die Verschlußstelle des Urmundes hin und durchdringt dabei das Zölom, so daß dieses zwar hier in einen rechten und einen linken Raum getrennt ist, aber vor und hinter dieser Stelle noch einheitlich ist (Figur 216 **c**). Der Darm wird *während der Larvenzeit* weder vorne noch hinten geöffnet. *Die Larve* ist nun völlig bewimpert und schwimmt frei umher. — In diesem Stadium wölbt sich um *die Larve* ein ringförmiger Wulst vor, der die Anlage des späteren Kragens darstellt (Figur 216, *md.* und *mv.*). Unter ständigem Wachstum vergrößert sich der Kragen und hängt über den Hinterkörper glockenförmig herab (Figur 216 **k** bis **n**). Das Zölom entsendet nun Ausläufer (Kragenhöhlen) in diese Hautfalte.

Während der Körper äußerlich 3-gliederig erscheint, fordert die innere Organisation folgende Deutung: »Mantelregion« und »Stielregion« bilden zusammen den Hinterleib, dagegen sind aber in der »Kopfregion« der Mittel- und der Vorder-Leib vereinigt und noch gar nicht scharf voneinander getrennt. Am vorderen Ende der Larve entwickelt sich die bewimperte Scheitelplatte, das eigentliche Ganglion der Larve (Figur 216, *CG.*). Aber unterhalb der späteren Mundbucht ist das ektodermale Epithel bereits zu einem 2ten Ganglion umgewandelt, das im Laufe der weiteren Entwickelung zum hauptsächlichen Nerven-Zentrum des ausgewachsenen Tieres wird, dem Unterschlund-Ganglion (Figur 216, *SG.*).

Die bis zu dieser Stufe *freischwimmende Larve* setzt sich nun (Figur 217, *Nr. 38*) mit ihrem hinteren Ende, dem Stiele, fest. Der übrige Teil des Hinterleibes schwillt darauf so stark an, daß er den über ihn hinweggeschlagenen Kragen nach vorn fortdrängt (Figur 217, *Nr. 44 bis 51*). Dieser Kragen wächst nun am Rücken und Bauch verstärkt vorwärts, während er an den Seiten der Larve zurückbleibt und dadurch die bisher angedeutete Bildung der Kragenlappen betont (Figur 217, *Nr. 52 bis 60*). Da die späteren Schutzschilde nur eine stark verkrustete Kutikula darstellen, die von dem ganzen Hinterleibe (und damit auch vom Stiel) gebildet wird, so ist ihre Urform auf eine Röhre zurückzuführen, die den Hinterleib des Tieres umgab und am hinteren Ende geschlossen war. Die Schilde werden als dorsales und ventrales Protegulum angelegt (Figur 217, *Nr. 77*).

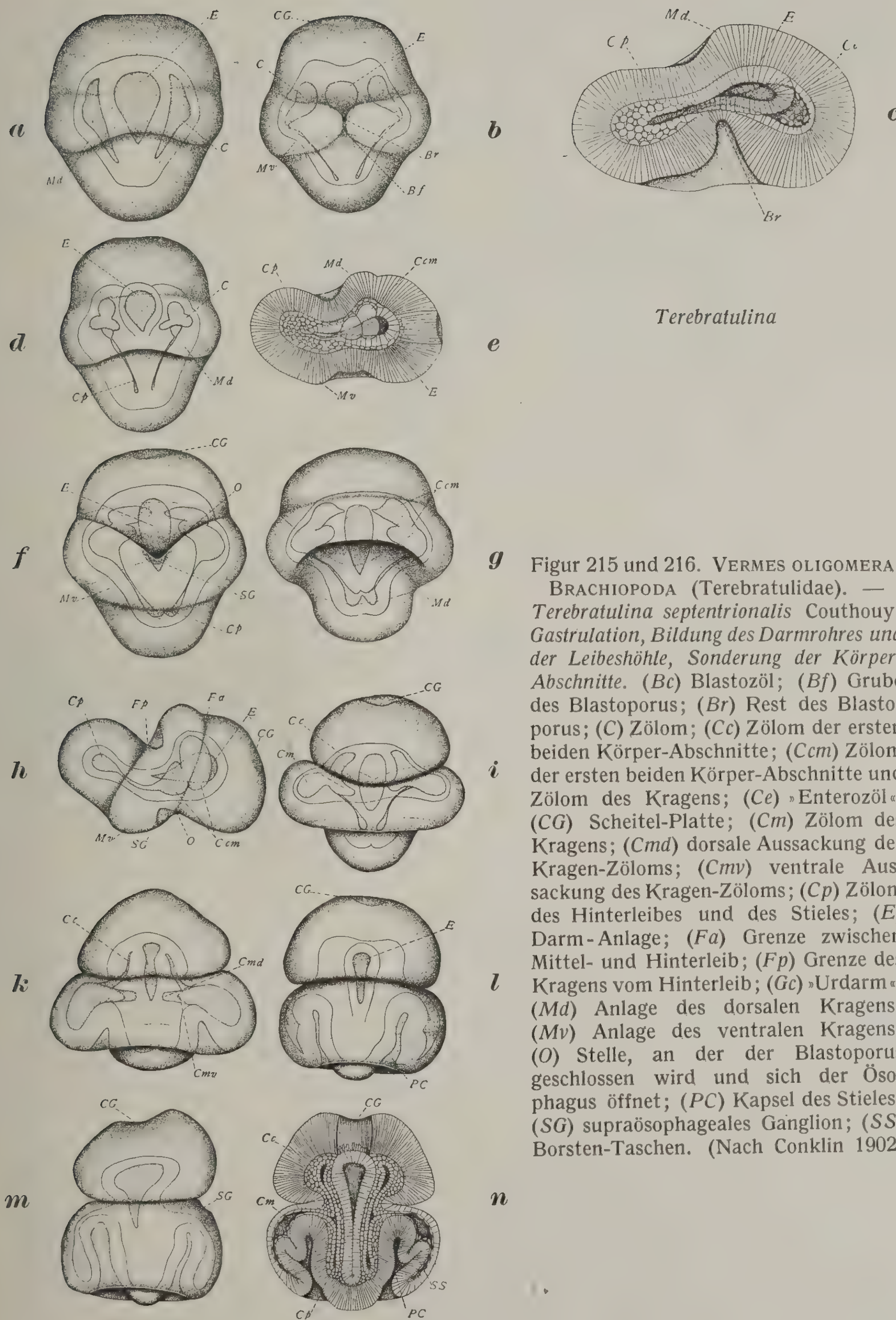
Damit ist die Larven-Periode aber noch nicht abgeschlossen, denn an den freien Rändern des Kragens sind lange — und nur den Larven eigentümliche — Borsten entstanden (Figur 217, *Nr. 71 bis 77*). Gleichzeitig tritt nun auch die Sonderung des Vorderleibes vom Mittelleibe ein. Und zwar wächst der Mittelleib zu einer größeren Scheibe an, an deren Rande ventral — und zwar rechts und links von der Medianebene — das erste Tentakel-Paar entsteht; die weiteren Tentakel-Paare reihen sich dem ersten Paare dorsalwärts an. Über dem ersten Paare bricht nun die Mundbucht durch die Armscheibe durch und wird dorsal von dem Vorderleibe (Epistom) überdacht.



Terebratulina
Figur 215. Legende auf der nächsten Seite.

Mit Abschluß der Larven-Periode werden die larvalen Borsten abgeworfen und die seitlichen Teile der Armscheibe wachsen zu langen Armen aus (Figur 218 ***a*** und ***b***). Zwischen den jüngsten Tentakeln heben sich die beiden Bildungspunkte der Tentakel aus der Armscheibe heraus und erzeugen die spiraligen Teile der Arme (Figur 218 ***d*** und ***f***). Von dem Rückenschilde her wachsen nun die Kalkgerüste (Crura und Armschleifen) gegen die Arme vor. — Während *bei der ausgewachsenen Terebratulina septentrionalis* Couthouy die Gerüste nur zum Teil zur Entwickelung gelangen, soll an dieser Stelle die Entwickelung der Gerüste von *Macandrevia cranium* Müller besprochen werden, deren Kalkspangen besonders vollständig sind. An den Crura beginnen diejenigen Armschleifen, die in den ventralen Teil des Radius eindringen — und folgen damit jener Reihe, in der die Tentakel gebildet wurden. In dem dorsalen Teil des Radius beginnen jedoch die Schleifen am Medianseptum und wachsen der Tentakelfolge entgegen, bis sie am Wendepunkt mit der ersten Spange zusammentreffen. Die verschiedenen Entwickelungsstadien eines komplizierten Gerüstes wurden von paläontologischer Seite mit den endgültigen Gerüsten einfacher Formen in genetische Beziehung gesetzt (siehe Kapitel Arme).

Die Entwickelung von *Argyrotheca cordata* Risso. — Die Eier werden nicht in das Wasser abgelegt, sondern gelangen von der Leibeshöhle durch den Trichter des Exkretions-Organs in dessen Ausführungsgang, der zu einer Bruttasche erweitert ist (Figur 176 ***a***, *br.*; 219, *bd. p.*). An seiner Wand befestigen sich *die jungen Embryonen* bereits vor der Gastrulation. An einer Stelle — die genaue Lage ist von den Autoren nicht ermittelt worden — stülpt sich das Blastoderm ein, und die äußere Zellschicht schließt sich sogleich wieder über der Einstülpung. Die innere Zellschicht sondert sich sehr früh in einen zentralen, entodermalen Teil und je einen rechten und linken kleinen mesodermalen Teil (Figur 220, *Nr. 13a* und *b, C*). Auch hier scheint die Annahme nicht unberechtigt, daß die wenigen Zellen der Einstülpungs-Öffnung später das Mesoderm liefern.

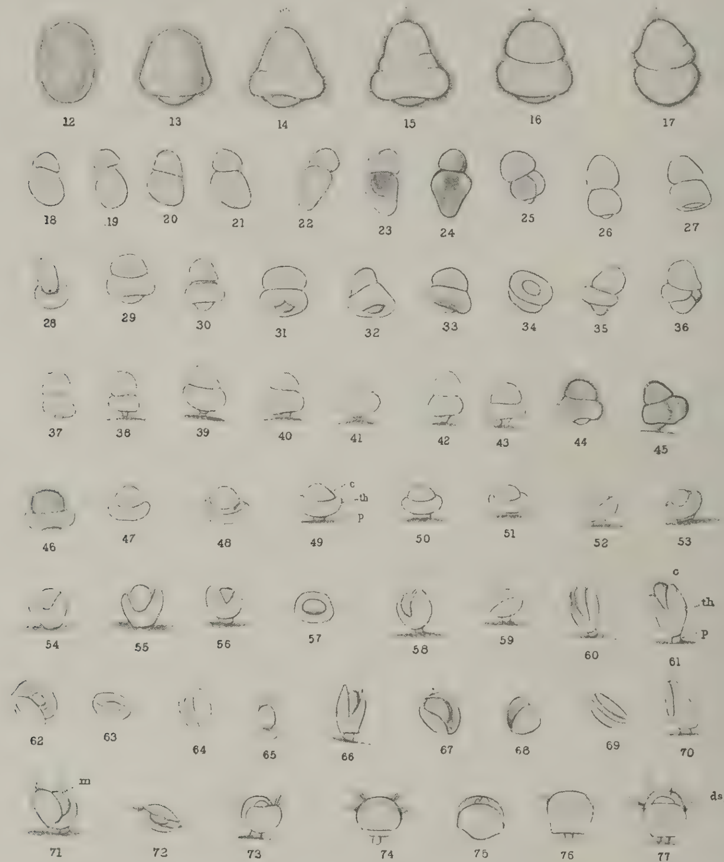


Terebratulina

Figur 215 und 216. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Terebratulina septentrionalis* Couthouy: *Gastrulation, Bildung des Darmrohres und der Leibeshöhle, Sonderung der Körper-Abschnitte.* (*Bc*) Blastozöl; (*Bf*) Grube des Blastoporus; (*Br*) Rest des Blastoporus; (*C*) Zölom; (*Cc*) Zölom der ersten beiden Körper-Abschnitte; (*Ccm*) Zölom der ersten beiden Körper-Abschnitte und Zölom des Kragens; (*Ce*) »Enterozöl«; (*CG*) Scheitel-Platte; (*Cm*) Zölom des Kragens; (*Cmd*) dorsale Aussackung des Kragen-Zöloms; (*Cmv*) ventrale Aussackung des Kragen-Zöloms; (*Cp*) Zölom des Hinterleibes und des Stieles; (*E*) Darm-Anlage; (*Fa*) Grenze zwischen Mittel- und Hinterleib; (*Fp*) Grenze des Kragens vom Hinterleib; (*Gc*) »Urdarm«; (*Md*) Anlage des dorsalen Kragens; (*Mv*) Anlage des ventralen Kragens; (*O*) Stelle, an der der Blastoporus geschlossen wird und sich der Ösophagus öffnet; (*PC*) Kapsel des Stieles; (*SG*) supraösophageales Ganglion; (*SS*) Borsten-Taschen. (Nach Conklin 1902)

Figur 216.

Trotz der Brutpflege wächst der Embryo aber erst zu einer Larve aus, wie wir sie von *Terebratulina septentrionalis* Couthouy kennen, und erst nachdem Borsten und Wimpern gebildet sind, löst sich der Stiel und die Larve wird ausgestoßen. Sie macht neuen Larven Platz; denn diese Art der Brutpflege läßt nicht alle Eier gleichzeitig reifen, sondern bewirkt, daß zwar stets mehrere Embryonen auf einmal aber in verschiedenen Entwickelungsstufen zu finden sind. Die Larve



Figur 217. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Terebratulina septentrionalis* Couthouy: *verschiedene Stadien der Entwickelung der Larve.* Erklärung im Text. (*c*) Vorder- und Mittelleib; (*ds*) larvale Borsten; (*m*) Mund; (*p*) Stiel; (*th*) Kragen-Anlage des Hinterleibes. (Nach Morse 1871)

setzt sich nach wenigen Stunden fest und entwickelt sich in gleicher Weise zum fertigen Tier wie *Terebratulina.* Die Entfaltung des Arm-Apparates ist jedoch etwas abweichend; allerdings sind die Untersuchungen noch unzureichend.

Die Entwickelung von *Lacazella mediterranea* Risso ist nur von Lacaze-Duthiers 1861 und Kowalewsky 1874 beschrieben worden. Die Larven befestigen sich nach Austritt aus den Exkretions-Organen mit ihrem vorderen Ende an den beiden ältesten Tentakeln, die zu Organen der Brutpflege umgebildet sind. Die ventrale Leibeswand ist zur Bruttasche eingestülpt, in die die Tentakel mit den Embryonen hineinhängen (Figur 221). Nähere Untersuchungen fehlen noch.

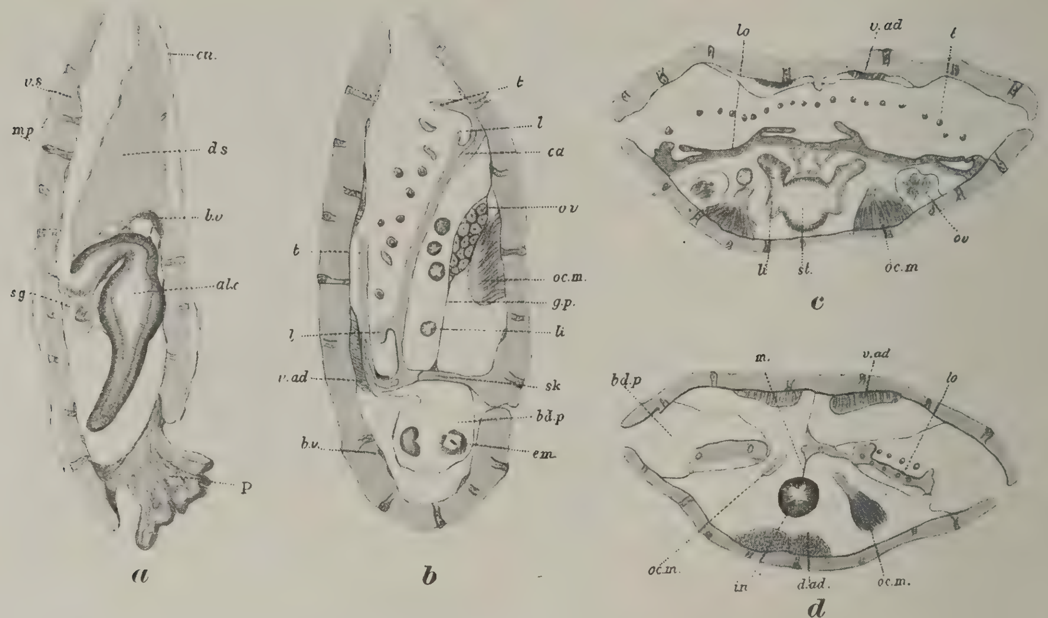
Die freischwimmenden Larven der *Brachiopoda* sind noch auf die Form der Trochophora zurückzuführen, obwohl ihnen charakteristische Eigenschaften dieser fehlen. Am vorderen Ende trägt die Larve eine Scheitelplatte, um die 4 primitive Augen gestellt sind; der bewimperte Schirmrand entspricht dem Prototroch, der Kragenrand mit seinen Borsten kann mit dem Metatroch verglichen werden. Ein Wimperkranz, der auf den Paratroch zurückzuführen wäre, ist nicht vorhanden.



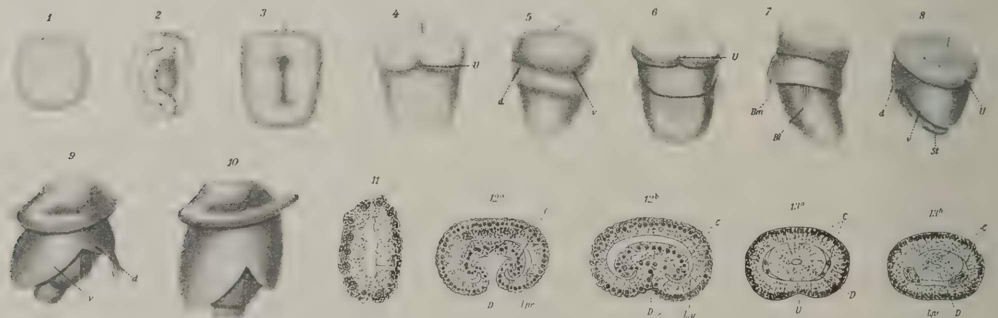
Figur 218. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — *Terebratulina septentrionalis* Couthouy: *verschiedene Stufen der Entfaltung des Arm-Apparates.* ***a*** und ***b***: Die Arme sind hufeisenförmig gekrümmt und die Tentakel-Reihe in sich geschlossen. Die ältesten Tentakel liegen ventral vom Munde, die jüngsten dorsal vom Epistom. An dieser Stelle werden die Tentakel gebildet und hier weichen die Arme auch auseinander und rollen sich spiralig auf (***c*** bis ***f***). (*cl*) Armstützen; (*e*) Epistom; (*i*) Darm; (*m*) Mund. (Nach Morse 1871)

Außerdem unterscheiden sich *diese Larven* von der typischen Trochophora durch das völlig geschlossene Darmrohr und durch Statozysten, die *bei den meisten Larven* gefunden worden sind.

Die Angaben über die Lebensweise und über den Lebenshaushalt der Brachiopoda sind äußerst spärlich und erfordern zahlreiche Nachprüfungen und Neuuntersuchungen. Die Tiere erzeugen mit allen Wimper-Zellen, die mit dem Meerwasser in Berührung kommen, eine Strömung in dem großen Raum zwischen den Schilden, dessen Richtung aus den Abbildungen von Orton 1913 (Figur 222) klar ersichtlich ist. Während wohl alle Zellen an der Atmung beteiligt sind, dienen die Arme mit ihren Tentakeln außerdem noch dem Nahrungs-Erwerb. Sie filtrieren aus dem Seewasser Physiologie

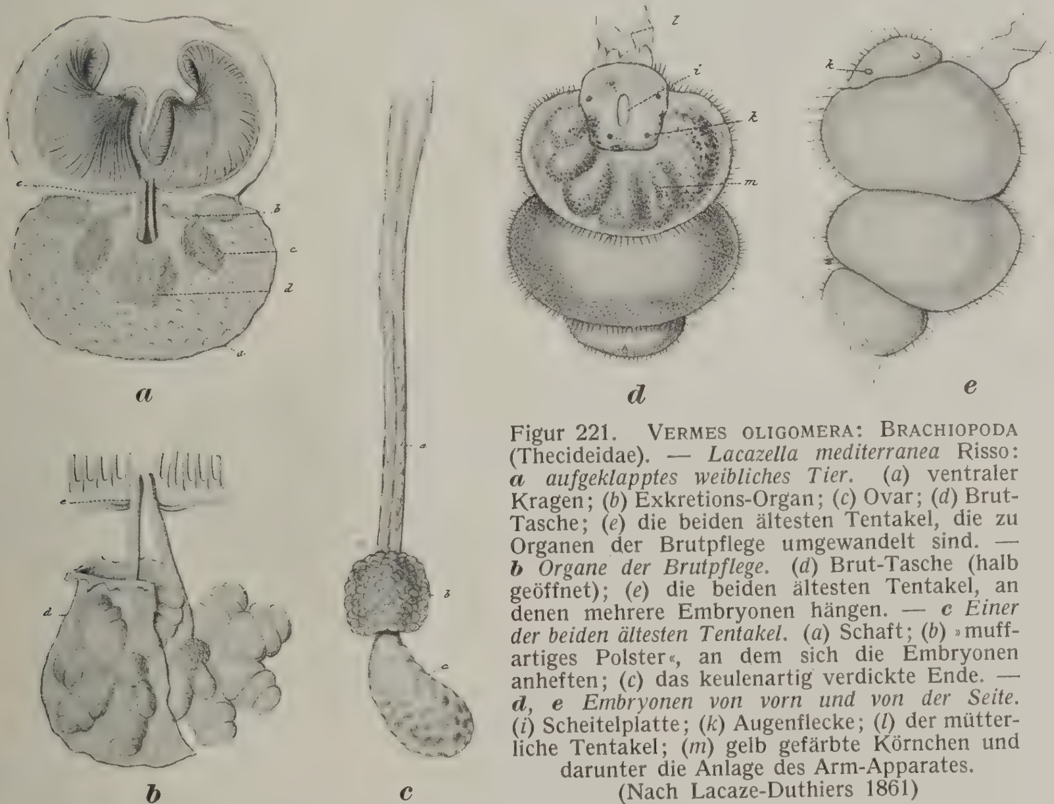


Figur 219. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Argyrotheca cordata* Risso: ***a*** *longitudinaler und medianer Schnitt.* (*als.*) Darm-Kanal; (*bv*) Blutgefäß; (*cu*) Kutikula; (*ds*) Rücken-Schild; (*mp*) Kragen-Papille; (*p.*) Stiel; (*sg.*) Unterschlund-Ganglion; (*v.s*) Bauch-Schild. — ***b*** *Longitudinaler Schnitt durch die Seite des Tieres.* Der Arm erhebt sich nur als ein tentakeltragender Wulst mit dem faltenartigen, verlängerten Epistom von der Körper- (und Kragen-) Wand ab. (*bd.p*) Brut-Tasche; (*b.v*) Blutgefäß; (*ca*) Arm-Kanal; (*em*) Embryo; (*gp*) Gastroparietalband; (*l*) Epistom; (*li*) Mitteldarm-Drüse; (*oc.m*) Musculus transversus anterior pars anterior; (*ov*) Ovarium; (*sk*) Arm-Gerüst; (*t*) Tentakel im Längsschnitt, die übrigen Tentakel sind quergeschnitten und daher kreisförmig abgebildet; (*v.ad*) Musculus longitudinalis ventralis. — ***c*** bis ***e*** *Querschnitte.* (*bd.p*) Brut-Tasche; (*d.ad*) Musculus longitudinalis dorsalis; (*dm*) Musculus transversus posterior; (*d.s*) Rücken-Schild; (*in*) Darm; (*li*) Mitteldarm-Drüsen; (*lo*) Arm; (*m*) Mesenterium; (*oc.m*) Musculus transversus anterior pars anterior; (*od.*) Exkretions-Organ; (*ov.*) Ovarium; (*st.*) Magen; (*v.ad*) Musculus longitudinalis ventralis; (*v.s.*) Bauch-Schild; (*t*) Tentakel. (Nach Shipley 1883)



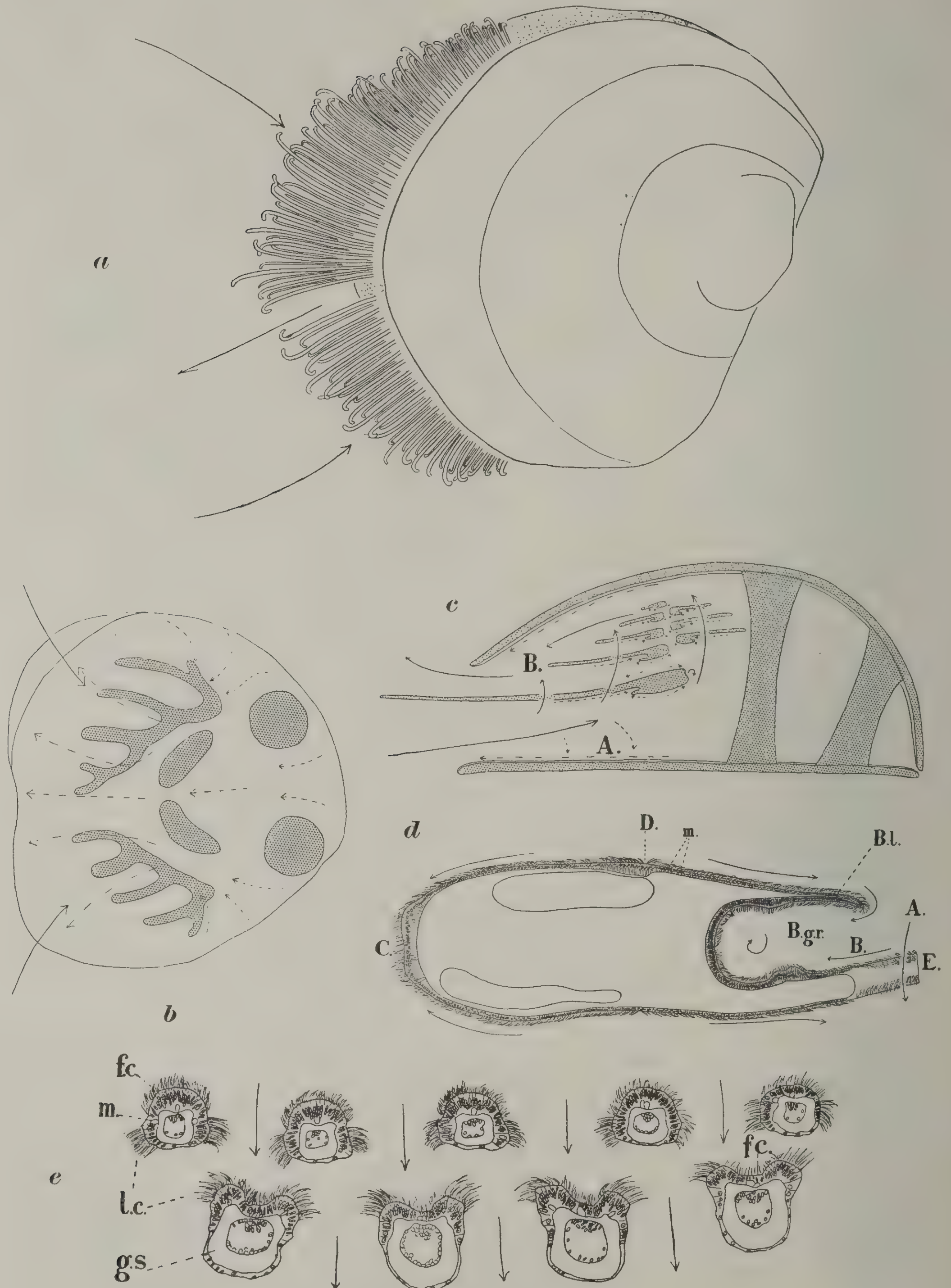
Figur 220. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Argyrotheca cordata* (Risso): *Ei, Gastrula und Zölom-Bildung.* Die Bilder *11, 12a, b, 13a, b* sind Querschnitte durch die entsprechenden Stadien der Bilder *1, 2* und *6.* — Der Wortlaut der genauen Beschreibung dieser Vorgänge ist bei Krumbach: Vermes Oligomera, Handbuch der Zoologie, Band 3, 2 Seite (5) 48 unter Figur 61 abgedruckt worden. (Nach Plenk 1913)

die Nahrungsteilchen heraus, geben sie an die Armrinne weiter, die sie der Mundbucht zustrudelt. *Die Lingulidae* können mit ihrer kräftigen Schlundmuskulatur Nahrungsbrocken zerkleinern. Eine derartige Vorbereitung der Nahrung ist aber nicht unbedingt notwendig, da in erster Linie Diatomeen, Dinoflagellaten, Foraminiferen, Radiolarien, Muschel- und Schnecken-Larven, Plutei, dagegen selten Copepoden im Darmkanal der Brachiopoda gefunden worden sind. Über das Epithel des Magens schrieb Schulgin 1885: »Wenn man ein gleich dem Meere entnommenes Thier tödtet, so ist der obere Abschnitt der Zelle körnig. Hat aber



Figur 221. Vermes oligomera: Brachiopoda (Thecideidae). — *Lacazella mediterranea* Risso: **a** *aufgeklapptes weibliches Tier.* (*a*) ventraler Kragen; (*b*) Exkretions-Organ; (*c*) Ovar; (*d*) Brut-Tasche; (*e*) die beiden ältesten Tentakel, die zu Organen der Brutpflege umgewandelt sind. — **b** *Organe der Brutpflege.* (*d*) Brut-Tasche (halb geöffnet); (*e*) die beiden ältesten Tentakel, an denen mehrere Embryonen hängen. — **c** *Einer der beiden ältesten Tentakel.* (*a*) Schaft; (*b*) »muffartiges Polster«, an dem sich die Embryonen anheften; (*c*) das keulenartig verdickte Ende. — **d**, **e** *Embryonen von vorn und von der Seite.* (*i*) Scheitelplatte; (*k*) Augenflecke; (*l*) der mütterliche Tentakel; (*m*) gelb gefärbte Körnchen und darunter die Anlage des Arm-Apparates. (Nach Lacaze-Duthiers 1861)

das Thier ein paar Tage in filtriertem Wasser gelebt, so fand ich immer den körnigen Teil der Zelle nicht der äußeren Peripherie, sondern der inneren Seite des Magens zugewendet. . . . Der erste Zustand entspricht offenbar dem satten Zustande des Thieres, der letzte dem hungrigen.« Außerdem hat er beobachtet, »daß während der Verdauung die Flimmern lang sind und fast bis zur Mitte des Magens reichen . . . , daß während des hungernden Zustandes aber die Flimmern kaum als kleine Höcker zum Vorschein kommen . . . Ich meine nämlich in diesen Flimmern ausgestoßenes Protoplasma der Zellen zu sehen, welches als Absorptions-Element dient, sich zu anderer Zeit in die Zelle wieder zurückzieht, aufgelöst wird und dann durch neu austretende Theile des Zellprotoplasmas ersetzt wird.« Die Magen-Drüsen sind an der Verdauung beteiligt und ihre Zellen schrumpfen während einer Hungerperiode zusammen. Die Nahrungspartikel dringen in die Hohlräume der Magen-Drüsen ein und werden hier verdaut. *Bei den Lingulidae* sollen die unverdaulichen Substanzen als Kotband ausgestoßen werden.



Figur 222. Vermes oligomera: Brachiopoda (Craniidae). — *Crania-Art*: ***a** Ansicht eines Tieres während der Nahrungsaufnahme.* Dorsal. Das Tier hat die Tentakel der Arme zwischen den geöffneten Schilden hervorgestreckt. Die Wimpern des Epithels erzeugen eine Strömung, die in der Median-Ebene eingesaugt und zu jeder Seite des Körpers herausgetrieben wird. Vergrößerung 5-fach. — ***b** Blick auf die innere Fläche des ventralen Kragens, um die Richtung des Wimper-Schlages zu zeigen.* Die Strömungs-Richtung an dem dorsalen Kragen ist diesem Bilde

entsprechend. Die gestrichelten Pfeile zeigen die Richtung an, in der die Wimpern des Kragen-Epithels schlagen. Die großen ausgezogenen Pfeile deuten die Zonen an, in der die größten Wassermengen in den Hohlraum zwischen Kragen und Weichkörper eintreten. Die Schraffierung der verzweigten Kragen-Höhlen, sowie die der Ansatzstellen von den Musculi transversi anteriores und posteriores ist nachträglich ausgeführt worden. Vergrößerung etwa 2-fach. — ***c*** *Schematischer Längsschnitt seitlich der Median-Ebene, um die Strömungs-Richtung des Meerwassers in dem Raum zwischen den beiden Schilden zu zeigen.* (*A.*) Einströmungs-Kammer, (*B.*) Ausströmungs-Kammer der einen Körperseite. Die ausgezogenen Pfeile geben die Hauptströmungs-Richtung an, die gestrichelten Pfeile zeigen die Richtung an, in der die Wimpern des Epithels schlagen. Die schwereren Partikel fallen auf die Fläche des ventralen Kragens und werden nach außen getrieben; die kleineren Nahrungs-Partikel werden von den Wimpern des Arm-Apparates ausgesiebt und zu der Arm-Furche gestrudelt. Dort werden sie dem Munde zugeleitet. Die Schraffierung der Schilde, des Musculus anterior und posterior, sowie der Schnitte durch den Arm-Apparat ist nachträglich ausgeführt worden. Vergrößerung etwa 2-fach. — ***d*** *Halbschematischer Querschnitt durch den Arm, um die verschiedene Richtung des Wimper-Schlages der Epithel-Zellen zu zeigen.* (*A.*) Richtung des Wimper-Schlages, der von den seitlichen Wimpern des Tentakels *E* erzeugt wird; (*B.*) Richtung des Wimper-Schlages in der Mittellinie des Tentakels; (*B.g.r.*) Arm-Furche, in der die Nahrungs-Partikel dem Munde zugetrieben werden; (*B.l.*) Arm-Falte (= das verlängerte Epistom); (*C.*) Basis des Arm-Querschnittes, die der Achse der Arm-Spirale zugewendet ist; hier werden die Nahrungs-Partikel nach der Ansatz-Stelle des Armes zugeleitet; (*D.*) Grenze, von der aus die Wimpern in verschiedener Richtung schlagen (»Wasserscheide«); (*m.*) Schleim-Kügelchen. — ***e*** *Querschnitte durch 5 ventrale und 4 dorsale Tentakel der alternierenden Tentakel-Reihe.* Die Pfeile deuten die Richtung der Wasser-Strömung an. (*f.c.*) Wimpern der Mittellinie der Tentakel; (*g.s.*) Stütz-Substanz; (*l.c.*) Wimpern der Tentakel-Flanken; (*m.*) Schleim-Kügelchen im Epithel. (Nach Orton 1913—15)

Die vom Darm resorbierten Nährstoffe werden von den beiden Kreislauf-Systemen weitergeleitet. *Bei den Brachiopoda* sind beide Systeme unabhängig voneinander. *Das Blutgefäß-System* tritt zwar weit hinter dem *zölomatischen System* an Bedeutung zurück. Trotzdem scheinen beide Systeme aber im Dienst der Atmung und Ernährung zu stehen. —

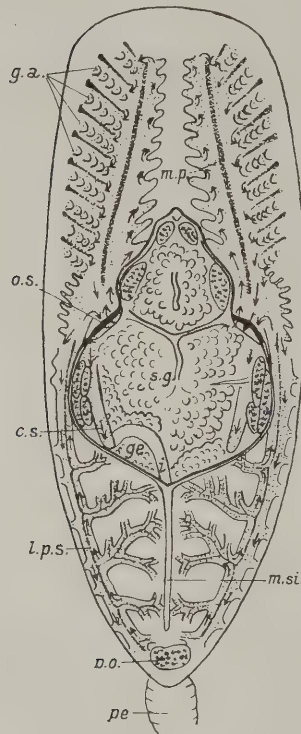
Das Blut wird von dem zentralen Herzen durch die Gefäße gepumpt. »Herauspräpariert schlägt es etwa noch 30-mal (*Terebratulina*) in Intervallen von 30 bis 40 Sekunden« (Blochmann 1892). Das Blutgefäß-System ist geschlossen und seine letzten Ausläufer enden blind. Der Weg der Blutflüssigkeit ist noch nicht untersucht worden. Der besondere Wert des Blutgefäß-Systems geht jedoch schon daraus hervor, daß die Gameten nur an denjenigen Stellen gebildet werden, an denen die Gefäße zu weiten Lakunen aufgelockert sind.

Die Flüssigkeit der Leibeshöhle hat die verschiedensten Aufgaben: sie sorgt für den Austausch von Gasen und Nährstoffen, dient der Ausscheidung der Stoffwechsel-Endprodukte und der Ausführung der reifen Gameten. Die 6 verschiedenen Arten von Amöbozyten, die Ohuye 1936 an *Terebratalia coreanica* Adams & Reeve feststellen konnte, deuten auf die Mannigfaltigkeit der Aufgaben hin; doch wissen wir bisher noch nichts von den Sonder-Aufgaben der einzelnen Zell-Arten. Bisher gelang nur Collip 1920 der Nachweis an *Terebratalia transversa* Sowerby, daß der CO_2-Gehalt von 100 Kubikzentimeter Leibeshöhlen-Flüssigkeit (auf atmosphärische Luft bezogen) 6,8 betrug, während das umgebende Meereswasser 2 und 4 Volumenprozente besaß. Die Höhe des gebundenen CO_2 ist demnach relativ gering im Vergleich zu anderen Tieren, aber trotzdem sehr viel höher als die des umgebenden Wassers. Collip nimmt jedoch an, daß die Gasspannung der Zölomflüssigkeit der des Seewassers gleicht, so daß ein physikalischer Gasaustausch stattfinden kann.

Die Flüssigkeit der Leibeshöhle wird von den Wimpern des Zölom-Epithels in ständiger Bewegung gehalten. Diese Bewegung ist an ganz bestimmte Richtungen gebunden, die einen »Kreislauf« ergeben, der bereits von Macdonald 1861

und Semper 1861 beschrieben wurde, aber erst 1901 von Morse an lebenden Tieren (*Glottidia pyramidata* Stimpson) untersucht worden ist. (Die Pfeile in seiner Abbildung geben die Strömungsrichtung an.) Am Eingang von der zentralen Leibeshöhle (Figur 223, *o.s.*) zum Armkanal befindet sich eine Klappe, die nach einigen Autoren beim Schließen der Schilde einen Austausch der Flüssigkeit verhindern soll; diese Vermutung bedarf aber noch der Bestätigung.

Die einzigen näheren Untersuchungen über die exkretorischen Vorgänge wurden von Heller 1932 an *Hemithyris psittacea* Gmelin und *Terebratulina retusa* Linnaeus gemacht. Den Tieren wurden saure und basische Farbstoffe injiziert, die beide in gleicher Weise ausgeschieden wurden. An der Exkretion beteiligen sich zunächst die Amöbozyten der Leibeshöhle, die sich mit den Farbkörnern beladen; die Aufnahme kann phagozytär oder adsorptiv erfolgen.



Figur 223.

Figur 223. Vermes oligomera: Brachiopoda (Lingulidae). — *Glottidia pyramidata* Stimpson: *Schema des zölomatischen Kreislaufes.* (*c.s.*) »coelomatic sinus«; dieser Sinus ist nicht näher beschrieben worden und wird wahrscheinlich auf eine Fehlbeobachtung zurückzuführen sein; (*g. a.*) Aussackungen des Haupt-Astes der Kragen-Höhle; diese Aussackungen sind blind geschlossen und werden die Hauptstätten sein, an denen der Gas-Austausch zwischen der Zölom-Flüssigkeit und dem Meerwasser stattfindet; (*g.e.*) Geschlechts-Organe; (*i.*) Darm; (*l.p.s.*) seitliche Kragen-Höhle; (*m.p.*) Haupt-Ast der Kragen-Höhle; (*m.si.*) »median sinus«, »er verläuft vom hinteren Schließmuskel jeder Seite gegen den Hinterrand der Periviszeralhöhle und von hier in der Mediane als unpaariges Gebilde nach hinten. Bei Injektion der Stielhöhle (peduncular cavity), in welcher ebenfalls eine zölomatische Zirkulation herrscht, füllte er sich überraschenderweise mit der injizierten Farbe, während in die allgemeine Zölomhöhle und den Mantelsinus keine Farbe eindrang.« (*o.s.*) Öffnung zwischen der zentralen Leibeshöhle und den Kragen-Höhlen, die durch eine Klappe bei vielen Brachiopoden verschlossen werden kann; (*pe.*) Stiel; (*p.o.*) Musculus transversus posterior; (*s.g.*) Mitteldarm-Drüsen. (Meyer 1927, nach Morse 1902)

Die injizierten Farbstoffe gelangen nach $^1/_2$ bis 1 Stunde in den Trichter der Exkretions-Organe und erst nach etwa 2 Stunden sind sie durch den verengten Teil durchgetreten. 2 bis 4 Stunden nach der Injektion sammeln sich die Farbstoffe im mittleren Abschnitte des drüsigen Teiles. »Hier werden die Körnchen zusammengeballt und stark eingeschleimt.« Nach etwa 4 bis 5 Stunden werden die Bändchen »stoßweise in bestimmten Zeitabschnitten« ausgeschieden. »Diese Erscheinung ist wohl mit der rhythmisch vor sich gehenden Zusammenziehung der Nephridienwände in Verbindung zu bringen.« Heller hat auch beobachtet, daß bei *Hemithyris psittacea* Gmelin die Exkretion gleichzeitig aus dem oberen und unteren Nephridien-Paare stattfindet; bei diesen Tieren konnte er auch nach Injektion von Tuschekörnern ein starkes Adsorptionsvermögen der Exkretions-Zellen feststellen. Während die Exkretions-Organe *bei Hemithyris psittacea* Gmelin der Ausscheidung von Stoffwechsel-Endprodukten und Gameten in gleicher Weise dienen, »funktionieren sie bei *Terebratulina retusa* Linnaeus hauptsächlich als Gonodukte«.

Die reifen *weiblichen Gameten* werden erst dann ausgeschieden, wenn *ein geschlechtsreifes, männliches Tier* in der Nähe ist. Senn 1934 vermutet, daß ohne diesen Anlaß die Geschlechts-Produkte gar nicht von der Keimlamelle gelöst werden, sondern zu »Abortiv-Eiern« degenerieren. Selbst-Befruchtung soll nur bei den hermaphroditischen *Argyrotheca-Arten* möglich sein.

Die Aufgabe der einzelnen Muskeln ist bereits behandelt worden [Seite (5) 171]. Während die meisten Muskelfasern glatt sind, kommen in den Tentakeln und in der pars posterior des Musculus transversus anterior quergestreifte Fasern vor. Bereits 1883 wies van Bemmelen auf die physiologischen Unterschiede dieser Muskelfasern hin und schloß daraus, das die Schilde »sowohl willkürlich als unwillkürlich« zugeklappt werden könnten.

Über die Physiologie der Kragen-Papillen sind die verschiedensten Meinungen aufgestellt worden. Ursprünglich sah man in ihnen Sinnes-Organe, die den Ästheten der Loricata entsprechen sollten. Da aber die Papillen die Schilde nicht bis zur Oberfläche durchdringen, verließ man diese Ansicht bald. »Sehr bemerkenswerth ist die Beobachtung d'Orbignys (1847), daß *bei allen denjenigen Brachiopoden*, welche ein verkalktes Armgerüst oder mit dem Rückenmantel verwachsene Arme besitzen, also ihre Arme nicht außerhalb der Schale ausstrecken können, Schalen-Papillen vorkommen, daß diese *dagegen den Rhynchonelliden*, denen ein solches Gerüst abgeht und welche auch nach den Beobachtungen Morses (1873) ihre Arme hervorstrecken können, fehlen. Diese Thatsache wäre eine große Stütze für die Deutung der Papillen als Atmungs-Organe, wäre es nicht, daß eine Ausnahme vorlag in *Spirifer*, bei welchem trotz des hochentwickelten Kalkgerüstes die Mantelausläufer ebenso wie bei *Rhynchonella* fehlen« (van Bemmelen). Blochmann hielt sie für »Organe, die im wesentlichen der Ernährung der Schale dienen, die diese nicht als ein todtes Sekret, sondern als einen lebenden Theil des Thierkörpers erscheinen lassen«. Eine befriedigende Erklärung ist bisher noch nicht gefunden, da durch keine dieser Hypothesen begründet wird, warum die Papillen *nur bei einem Teil der Brachiopoda* vorhanden sind. Erschwerend wirkt noch, daß ähnliche Papillen bei einer Muschel *Sphaerium* [*Musculium*] *lacustre* Müller vorkommen.

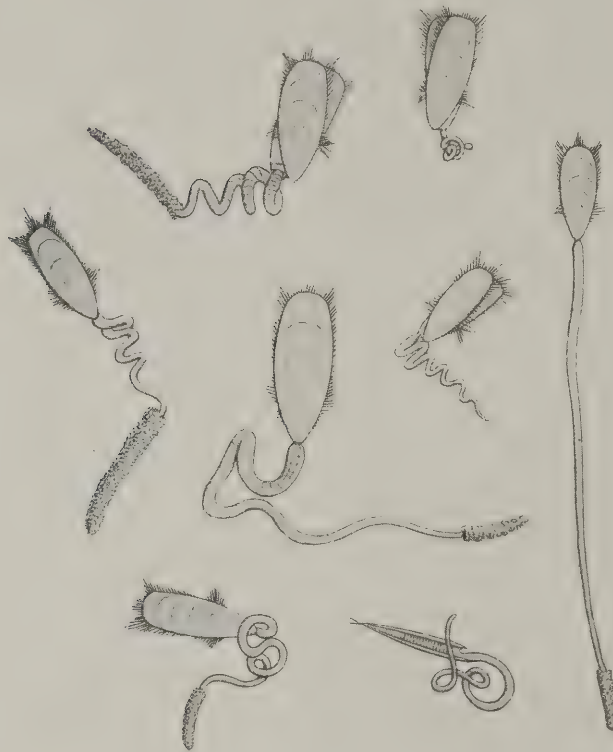
Die Physiologie der Nerven ist noch völlig unbekannt. Sinnes-Zellen sind noch nicht gefunden worden. Zwar sind von *den Larven der Terebratulidae* 2 Augen-Paare bekannt, ferner eine Scheitelplatte und schließlich bei den Larven der *Lingulidae* Statozysten. Bei einer Form sollen sich die larvalen Augen auch später noch erhalten. Aber diese Angabe bedarf ebenso der Nachprüfung wie die der Statozysten. (Blochmann behauptet, daß die larvalen Statozysten mit den Trichtern der Exkretions-Organe verwechselt worden seien.) Trotzdem werden die *Brachiopoda* aber über sehr feine Sinnes-Zellen verfügen, da die Tiere Helligkeits-Unterschiede wahrnehmen und auf sie in gleicher Weise reagieren, wie auf Tastreize.

Über Regeneration liegen nur Angaben von der Erneuerung des Stieles *bei einer Lingula-Art* vor. Hiernach soll die Ampulle des Stieles stets zuerst regeneriert werden.

Ökologie

Die Brachiopoda leben nur im Meere, und zwar sind sie bisher in allen Meeren und fast in allen Tiefen (bis 5000 Metern) gefunden worden. Während *die meisten Arten* am Untergrunde festgeheftet sind (durch

Verwachsen mit einem Schilde oder durch Festhalten mit dem Stiele), können sich *die Tiere der linguliden Reihe* fortbewegen. Diese Tiere leben im Sande warmer Schelf-Meere und graben sich verhältnismäßig schnell ein, indem sie die Schilde gegeneinander verdrehen und mit dem kontraktilen Stiele nachstemmen. Sie wühlen sich senkrechte Röhren, in denen sie auf- und niederrutschen können. Wenn das Tier ungestört ist, erreichen die vorderen Schildränder gerade die Oberfläche des Sandes, und die Borstensäume halten einen schmalen Spalt offen, durch den an beiden Seiten das Wasser eingesaugt und durch die Mitte wieder ausgestoßen wird. Bei der geringsten Störung zieht sich das Tier sofort zurück. *Die anderen Arten* bewegen sich entweder gar nicht, oder sie können nur geringe Drehungen oder Neigungen auf dem kurzen Stiele ausführen. Die Schilde sind gewöhnlich geöffnet, so daß das Wasser ständig eingestrudelt werden kann. Und nur bei Gefahr werden die Schilde plötzlich geschlossen, um nach einiger Zeit wieder langsam geöffnet zu werden. Zu anderen Lebensäußerungen ist das Tier nicht fähig.



Figur 224. Vermes oligomera: Brachiopoda (Lingulidae). — *Glottidia pyramidata* Stimpson: *verschiedene Bewegungs-Studien* der Tiere, wenn sie aus ihren Röhren genommen sind und auf dem Sande liegen. Die Schleim-Hülle mit den Sandkörnern ist erhalten worden. (Nach Morse 1902)

Die einzige Möglichkeit zur Verbreitung besteht daher während der Larven-Periode. *Die meisten Larven* schwimmen frei umher. Die Schwärmzeit dauert bei *Argyrotheca-Arten* nur wenige Stunden, bei *Terebratulina-Arten* jedoch etwa 2 Wochen. Im Gegensatz zu *den Larven der Terebratulidae,* bei denen während der ganzen Larvenzeit der Darmkanal noch nicht funktionsfähig ist, besitzen *die Larven der Lingulidae* einen Darm, der durch Mund und After geöffnet ist und bereits Mitteldarm-Drüsen entwickelt hat. Es wäre also zu erwarten, daß die Tiere sich selber ernähren könnten und durch eine lange Larvenzeit weit verstreut vorkämen. Dem widersprechen aber alle Beobachtungen. *Alle Brachiopoda* scheinen in dichten Mengen beieinander zu leben, und *die jungen Tiere* wachsen zwischen *den alten heran.* Besonders deutlich fällt dies *bei den Discinisca-Arten* auf: jeder *der alten Schilde* ist gewöhnlich dicht *mit jungen Tieren* aller Größen besetzt. Darum ist es auch nicht verwunderlich, daß *einige Arten* Brutpflege treiben (Figur 176 ***a***, *br.*; 219 ***b***, ***c***, ***d***, *bd.p.*).

Die Brutpflege wird in verschiedenen Graden betrieben. Während *die jungen Tiere von Discinisca-Arten* sehr lange — vielleicht sogar ständig — auf *den alten Tieren* sitzen bleiben, müssen *die jungen Tiere derjenigen Arten* die Mutter verlassen, die *die Larven* zwischen den Schilden schützen. *Liothyrella antarctica* Blochmann ist *unter allen Brachiopoda* bisher *die einzige rezente Art*, von der es bekannt ist, daß sie die Eier zwischen den spiraligen Armen hält. Es wird jedoch keine tiefere Bedeutung haben, daß diese Erscheinung gerade bei einer Form gefunden worden ist, die in polaren Gewässern beheimatet ist, da *die folgenden Arten* vorwiegend in den wärmsten Meeren der Erde — und zwar in den obersten Regionen — vorkommen. *Bei den Argyrotheca-Arten* ist die Brutpflege weit ausgeprägter: die Eier setzen sich in den erweiterten Ausfuhrgängen der Exkretions-Organe fest, die als Bruttaschen dienen (Figur 176 *a*, *br.*; 219, *bd.p.*). Bei *Lacazella mediterranea* Risso ist die vordere Körperwand *des weiblichen Tieres* zu einem Brutsack eingestülpt, in den die beiden ältesten Tentakel hineinhängen. An diese beiden Tentakel heften sich *die jungen Larven* an (Figur 221), bis sie eine bestimmte Größe erreicht haben, dann lösen sie sich und schwimmen — ebenso wie *die Larven von den Argyrotheca-Arten* frei umher, bevor sie sich endgültig festsetzen.

Die Abhängigkeit der einzelnen Arten von den Umwelts-Faktoren scheint sehr gering zu sein. Die Tiere werden von Temperaturen und Salzgehalt anscheinend kaum in ihrem Verhalten beeinflußt. Für ihre große ökologische Valenz (im Sinne Hesses) spricht bereits die Tatsache, daß sie sich sehr gut lange Zeit in Aquarien, Versandkästen und unter anderen vermutlich ungünstigen Bedingungen halten lassen.

Feinde der Brachiopoda sind nicht bekannt. Blochmann fand nur bei einer *Crania anomala* Müller im Enddarm »eine *Monozystidee* in beträchtlicher Menge« und Shipley 1895 sah in der Mantelhöhle von *Argyrotheca cordata* Risso einen kleinen und unbekannten parasitischen Copepoden.

Die geographische Verbreitung der Brachiopoda ist bisher noch nicht völlig geklärt. 1908 behandelte Blochmann in einer kleinen (aber sehr gründlichen) Schrift die Verbreitung der »Gattung *Liothyrina*« und kündigte darin eine ähnliche Untersuchung aller Gattungen an, die aber nicht mehr erschienen ist. Wenn Blochmanns große Monographien aus den Jahren 1892 und 1900 dem Zeitgeiste der Jahrhundertwende entsprachen und sich lediglich auf eine eingehende Histologie dieser Tiere beschränkten, so überragt diese kleine Veröffentlichung seine früheren Arbeiten durch ihre Problemstellung und deren Behandlung. Blochmanns außerordentlich exakte Untersuchungs-Methode hat für jede spätere Bearbeitung dieser Frage die Richtung gewiesen, indem er auf die Schwierigkeiten aufmerksam machte. Verbreitung

Diese Schwierigkeiten liegen zunächst einmal in dem Materiale selber.

Von einer sehr großen Zahl der Arten kennen wir nur 1 oder wenige Stücke; meistens auch nur einen einzigen Fundort. Dabei können wir noch nicht einmal auf »endemische« Arten schließen, denn *jede neue Expedition* bringt uns neben *neuen Arten* noch *neue Fundorte bereits bekannter Arten*. Wir könnten daher *viele Arten* ohne weiteres aus unseren Betrachtungen ausschließen. Denn von diesen wenigen bekannten Exemplaren können wir meistens noch nicht einmal das Alter oder ihre systematische Zugehörigkeit bestimmen, da uns nur die Schilde oder Teile

derselben erhalten sind. Das Armgerüst oder die Spicula sind in den meisten Fällen ausgebrochen und verloren. Und gerade diese Organe, sowie die relative Zahl der Poren sind (nach Blochmanns Untersuchungen) von ausschlaggebendem Werte für die Bestimmung. Erschwert wird eine derartige Arbeit aber noch durch die vielen Fehlbestimmungen in der Literatur. Auf diese Weise kommt es sehr häufig vor, daß Arten mit tatsächlich beschränkter Verbreitung fälschlich von ganz entlegenen Stellen des Weltmeeres gemeldet werden.

Eine weitere Schwierigkeit liegt in dem hohen geologischen Alter der Brachiopoda und *vieler ihrer Arten*. Denn wir sind nur zu sehr geneigt, alle diejenigen Erscheinungen auf urzeitliche Vorgänge zurückzuführen, die sich nicht ohne weiteres aus den heutigen Verhältnissen erklären lassen. Über die Auswertung des fossilen Materials sagt Blochmann: »Die Beschaffung des Materials ist nicht ganz leicht. Die Untersuchung selbst ist mühsam und zeitraubend, da das Armgerüst meist auf Serienschliffen geprüft werden muß. . . . Jedenfalls habe ich jetzt schon die Überzeugung bekommen, daß in vielen Fällen eine genaue Revision *der fossilen Arten* nötig sein wird, ehe man sie zu tiergeographischen Schlüssen verwendet, und daß in manchen Fällen die Entscheidung, *ob selbständige Art oder nicht*, schwer oder auch unmöglich sein wird.«

Die Frage nach der Verbreitung *einzelner Arten* war von jeher mit der Frage nach der Verwandtschaft *mit anderen Arten* und mit der Frage nach dem Grad der Variationsbreite *dieser Art* verbunden. Die Veränderlichkeit einer Form ist bei den Brachiopoda nur sehr gering. Dagegen weisen *viele Arten* so ähnliche Merkmale auf, daß schon oft nach ihrer verwandtschaftlichen Beziehung gefragt worden ist. So schreibt Blochmann: »Wo aber die Existenzbedingungen, speziell Temperaturverhältnisse, von Strecke zu Strecke wechseln, sehen wir, den einzelnen Lebensbezirken entsprechend, besondere Arten auftreten. Es läßt sich wohl die Annahme verfechten, daß alle die kleinen Arten, wie *arctica, affinis, clarkeana, antarctica, davidsoni, winteri* (vielleicht auch *moseleyi*) als Lokalformen einer sich weiter und weiter ausbreitenden Art entstanden sind, immer entsprechend den neuen Gebieten, die allmählich besetzt werden. Die Wohngebiete der einzelnen Arten sind in sich zusammenhängende Bezirke, und im allgemeinen greift eine Art nicht in das Gebiet der anderen über.« An einer anderen Stelle sagt er: »Dazu kommt weiter noch, daß die westatlantische *L. cubensis* der ostatlantischen *L. sphenoidea* so nahe steht, daß man wohl auch die Ansicht verteidigen kann, es handle sich nur um die verschiedenen Wohngebieten entsprechenden Varietäten einer ursprünglichen Art. Die Art der Betrachtung läßt sich dadurch stützen, daß tatsächlich einzelne Brachiopoden-Arten der Antillen-Region und dem entsprechenden ostatlantischen Gebiet gemeinsam sind. Als solche sind bis jetzt bekannt: *Dyscolia wywillei, Thecidium mediterraneum, Platidia anomioides, Eucalathis ergastica*.«

Ohne Schwierigkeiten könnte man nun diese Tier-Formen zusammenfassen und unter Benutzung der nomenklatorischen Eselsbrücke bezeichnen als *Liothyrella affinis affinis* (Calcar) [Mittelmeer], *Liothyrella affinis arctica* (Friele) [Ost-Grönland-Strom], *Liothyrella affinis clarkeana* (Dall) [Kokosinseln im Golf von Panama], *Liothyrella affinis antarctica* (Blochmann) [Kaiser-Wilhelm-Land], *Liothyrella affinis davidsoni* (Adams) [Japan], *Liothyrella affinis winteri* (Blochmann) [St. Pauls-Insel], *Liothyrella affinis moseleyi* (Davidson) [westlich der Kerguelen]; in gleicher

Weise ergäbe sich: *Gryphus sphenoideus sphenoideus* (Philippi) [westliches Mittelmeer, West-Küste Europas vom Golf von Biscaya bis zu den Azoren und Kanaren] und *Gryphus sphenoideus cubensis* (Pourtalès) [große und kleine Antillen]. Diese Reihe von Namen ließe sich nun in beliebiger Weise fortsetzen. Immer wieder ergäben sich Gruppen, die den Spezialisten bereits seit langem bekannt sind, und die auch immer gemeinsam behandelt werden. Derartige Folgerungen zu Umbenennungen sind aber noch verfrüht, da es bisher noch nicht möglich war in den Grenzgebieten zweier benachbarter Arten Übergänge oder Zwischenformen nachzuweisen. Außerdem sind von den einzelnen Arten gewöhnlich nur wenige Tiere gefunden worden, die uns noch keine klare Vorstellung von der Variationsbreite vermitteln können. Sollte aber einmal die genügende Zahl der Individuen beisammen sein, dann müßte zunächst wohl eine exakte Untersuchung über die verschiedenartige Penetranz und Expressivität der einzelnen Eigenschaften durchgeführt werden. [Unter Expressivität wird hier — entsprechend der Nomenklatur der Vererbungs-Wissenschaft — der Grad einer bestimmten Merkmalsausprägung verstanden, bezogen auf ein einzelnes Individuum; unter Penetranz die Prozent-Zahl der Individuen, bei denen diese Merkmalsausprägung überhaupt vorhanden ist, im Vergleich zu denen, bei denen diese Merkmalsausprägung fehlt.]

Von der Verbreitung der *Brachiopoda* kann an dieser Stelle nur ein sehr knappes Bild gegeben werden: »Das Ergebnis dieser zum Teil recht mühevollen Untersuchungen war, daß, *von seltenen Ausnahmen abgesehen*, das Verbreitungsgebiet *einer jeden Art* kontinuierlich ist« (Blochmann).

Wie es nicht anders zu erwarten ist, bilden die Polarfronten und Diskordanzen *für die meisten Formen* Schranken der Ausbreitung. Das Relief des Bodens einerseits, die ozeanischen Bedingungen anderseits und endlich die erdgeschichtlichen Verhältnisse bilden den Rahmen, in den sich die einzelnen Formen (entsprechend der Breite ihrer ökologischen Valenz) einpassen. Jeder in sich einheitliche Wasserkörper hat dementsprechend seine eigenen Formen, die dort verschwinden, wo eine für sie kritische Grenze (durch den Extremwert eines Faktors) überschritten wird. Auf diese Weise lösen Verbreitungs-Zentren einander ab, während sich ihre Gedeih-Gebiete noch überlappen können. Eine Karte über die Verbreitung erübrigt sich hier, da jede Karte von den hydrographischen Verhältnissen die gleichen Dienste tut. Nur diejenigen Formen, die auf Grund ihrer paläontologischen Verbreitung in heute getrennten Gebieten vorkommen, verdienen noch der Erwähnung. Aber auch hier handelt es sich um Verhältnisse, die uns aus der Natur bereits zur Genüge bekannt sind: so zum Beispiel das Vorkommen einer Art zu beiden Seiten von Mittelamerika, oder die diskontinuierliche Verbreitung von Arten an der Ostküste von Amerika und an der Westküste von Afrika. Obwohl in diesem letzten Falle auch bei Ascension die betreffenden Arten gefunden worden sind, besteht (wie Blochmann gezeigt hat) keine Möglichkeit einer derartigen Ausbreitung unter den heutigen Bedingungen. Aber diese Frage ist im Laufe der letzten Jahrzehnte so oft beantwortet worden, daß eine Verweisung auf diese Literatur völlig genügt.

Recht interessant ist die Tiefen-Verteilung, da *einige Arten* auf bestimmte Zonen beschränkt zu sein scheinen. Jedoch auch diese Frage ist nur im Rahmen einer größeren Untersuchung zu beantworten. Eine besondere Rolle spielt die

Grenze der Schelf-See, die die Tiere des flachen Wassers von denen des tiefen Wassers trennt (Figur 225).

Die Verbreitung der Brachiopoda läßt sich heute nur unvollkommen darstellen, da uns viel zu wenig Fundorte bekannt sind. Eine Karte aller bekannten Fundorte würde nur zeigen, daß einige Gebiete besonders gut untersucht worden sind, während andere dagegen nur selten von Sammlern berührt wurden.



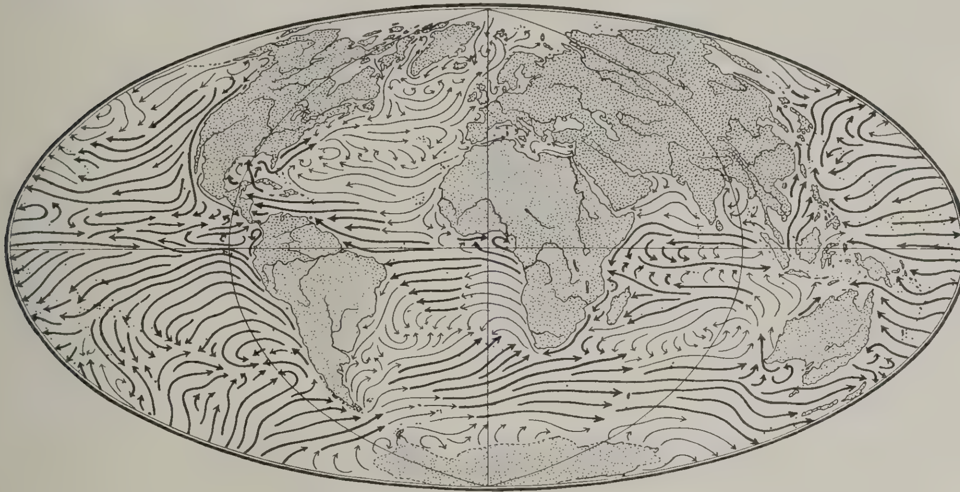
Figur 225. Vermes oligomera: Brachiopoda. — Die Schelf-See ist jene Meeres-Zone, die alle Landerhebungen umgibt, bevor der steile Abfall zur Tiefsee beginnt. In den meisten Gegenden der Erde fällt diese Grenze in den Bereich der 200- bis 300-Meter-Zone.

Wenn wir also in der nachfolgenden Übersicht alle diejenigen Arten anführen, die bisher nur aus einem einzigen Gebiete bekannt sind, dann müssen wir damit rechnen, daß sicherlich die eine oder andere Art auch an anderen Stellen gefunden wird. Es läßt sich daher nicht mit völliger Gültigkeit sagen, daß diese Arten »Endemismen« darstellen.

Eine weitere Schwierigkeit liegt in der Abgrenzung der natürlichen Gebiete, da wir im Meere mit »Räumen« zu tun haben, deren 3 Dimensionen durch Grenzschichten (Diskordanzen im weitesten Sinne) voneinander abgesondert sind. Innerhalb eines solchen Wasserkörpers kann aber bereits durch das stetige Gefälle der Faktoren das Optimum für die eine oder andere Art über- oder unterschritten werden und damit deren Vorkommen aufhören; besonders gilt dieses für die vertikale Verbreitung.

Suess, Davidson, Oehlert, Hall & Clarke, Thomson, Shipley, Schuchert und andere Autoren haben verschiedentlich versucht, die einzelnen Arten auf die Regionen der Erde zu verteilen und haben dabei Landgrenzen, Klimazonen, geologische Verhältnisse und andere Gesichtspunkte zur Gruppierung herangezogen. Diese und auch meine Methode (Meeresgebiete) bleiben jedoch nur Behelfsmittel, bis eine eingehende Kenntnis von der Ausdehnung der einzelnen Wasserkörper vorliegt, denn die Strömungen beschränken sich in vielen Fällen nur auf die oberen Schichten des Wassers (Troposphäre), während die unteren Schichten häufig anderen Verlauf haben. Jedoch sind diese Verhältnisse nur in wenigen Fällen bekannt, da sich die Forschung erst in den letzten Jahren dieser Fragen angenommen hat.

Das Bild der Meeresströmungen ist aus der Vereinigung unzählbarer Einzelbeobachtungen entstanden. In den Wirbeln der Berührungszonen findet ein Austausch von Wasser sowohl zwischen benachbarten Strömungen der Troposphäre als auch mit denen der Stratosphäre statt. Verlauf und Stärke der Strömungen sind vielfach jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen. — Diese Karte (Figur 226) soll hier lediglich einen Anhalt für die geographische Lage der Fundorte geben.



Figur 226. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA. — Strömungen an der Oberfläche des Weltmeeres. Strömungen, die sich mit einer Geschwindigkeit von mehr als 10 Seemeilen in 24 Stunden fortbewegen, sind durch verstärkte Linien dargestellt

Kuro-Schio und Japanisches Meer: *Lingula jaspidea* Adams (obere 30 Meter), *Lingula lepidula* Adams (obere 30 Meter), *Discinisca sparselineata* Dall, *Hemithyris lucida* Gould (100 bis 200 Meter), *Hemithyris woodwardi* Davidson (50 bis 100 Meter), *Tegulorhynchia doederleini* Davidson (300 Meter), *Gryphus stearnsi* Dall & Pilsbry, *Platidia japonica* Dall (125 Meter), *Hemithyris pellucida* Yabe & Hatai (310 Meter), *Neohemithyris lucida* Gould, *Terebratulina crossei* Davidson (100 Meter), *Terebratulina kiiensis* Dall & Pilsbry (60 bis 80 Meter), *Terebratulina angusta* Adams & Reeve (400 bis 1000 Meter), *Terebratulina japonica* Sowerby (70 bis 160 Meter), *Terebratulina kyusyuensis* Yabe & Hatai, *Terebratulina pacifica* Yabe & Hatai (200 Meter), *Surugathyris surugaensis* Yabe & Hatai, *Jolonica nipponica* Yabe & Hatai (90 Meter), *Dallina obessa* Yabe & Hatai (120 Meter), *Dallina triangularis* Yabe & Hatai (400 Meter), *Laqueus orbicularis* Yabe & Hatai (600 Meter), *Laqueus quadratus* Yabe & Hatai (85 bis 300 Meter), *Laqueus proprius* Yabe & Hatai (200 Meter), *Laqueus japonicus* Yabe & Hatai (130 bis 450 Meter), *Laqueus concentricus* Yabe & Hatai (340 Meter), *Laqueus rubellus obessus* Yabe & Hatai (110 bis 230 Meter), *Pictothyris elegans* Yabe & Hatai (75 Meter), *Pictothyris laqueaeformis* Yabe & Hatai (120 Meter), *Nipponithyris nipponensis* Yabe & Hatai (85 bis 450 Meter), *Terebratalia gouldii* Dall (300 bis 475 Meter), *Terebratalia xanthica* Dall (100 bis 150 Meter), *Pereudesia grayi* Davidson (12 bis 60 Meter), *Pereudesia grayi transversa* Davidson, *Japanithyris mariae* Adams (40 bis 100 Meter), *Dallina raphaelis albida* Dall (80 bis 350 Meter), *Dallina raphaelis* Dall (180 Meter), *Laqueus morsei* Dall (220 Meter), *Laqueus suffusus* Dall (80 bis 100 Meter).

Sunda-See: *Lingula translucida* Dall (obere 30 Meter), *Crania philippinensis* Dall (200 Meter), *Basiliola pomphalyx* Dall (40 bis 100 Meter), *Hispanorhynchia bartschi* Dall (280 bis 550 Meter), *Jolonica hedleyi* Dall (550 Meter), *Campages asthenia* Dall (550 bis 600 Meter), *Terebratulina photina* Dall (550 bis 860 Meter).

Ost-Australischer Strom: *Lingula bancrofti* Johnston & Hirschfeld (obere 30 Meter), *Lingula exusta* Reeve (obere 30 Meter), *Lingula murphiana* Reeve, King (obere 30 Meter), *Cryptopora bratzieri* Crane (30 bis 180 Meter).

Süd-(Ost-)Australischer Strom: *Aetheia colurnus* Hedley (180 bis 450 Meter), *Murravia exarata* Verco (75 bis 275 Meter), *Argyrotheca australis* Blochmann, *Argyrotheca mayi* Blochmann (150 Meter), *Aldingia willemoesi* Davidson (200 bis 220 Meter), *Campages furcifera* Hedley (20 Meter), *Jaffaia jaffaensis* Blochmann (75 bis 450 Meter), *Pirothyris vercoi* Blochmann (30 bis 40 Meter), *Terebratella mayi* Blochmann (330 Meter), *Cancellothyris cancellata* Koch (0 bis 320 Meter).

Neuseeland: *Crania huttoni* Thomson, *Tegulorhynchia nigricans* Sowerby (275 Meter), *Amphithyris buckmanni* Thomson (90 bis 350 Meter), *Neothyris lenticularis* Deshayes (30 bis 80 Meter), *Terebratella sp. cf. carinata* Thomson, *Terebratella sanguinea var.* Thomson (35 Meter), *Terebratella inconspicua* Sowerby (0 bis 100 Meter), *Terebratella haurakiensis* Allan.

Christmas-Inseln: *Thecidellina blochmanni* Dall.

Fidschi-Inseln: *Hemithyris* (?) *grayi* Woodward, *Eucalathis murrayi* Davidson (1000 Meter).

Hawaii: *Lingula reevii* Davidson (0 bis 30 Meter), *Crania hawaiensis* Dall (35 bis 100 Meter), *Basiliola beecheri* Dall (320 bis 575 Meter), *Frenulina mauiensis* Dall (250 bis 450 Meter).

Bering-Meer: *Cnismatocentrum sakhaliniensis* Dall (100 bis 180 Meter).

Kalifornischer Strom (nördlicher Teil): *Terebratalia caurina* Gould (15 bis 40 Meter), *Terebratalia transversa* Sowerby (15 bis 1600 Meter), *Laqueus californicus vancouverensis* Davidson (25 bis 550 Meter), *Terebratulina unguiculus* Carpenter (0 bis 180 Meter).

Kalifornischer Strom (südlicher Teil): *Glottidia albida* Hinds (0 bis 30 Meter), *Glottidia palmeri* Dall (0 bis 30 Meter), *Discinisca evansi* Davidson (10 bis 50 Meter), *Crania californica* Berry (175 Meter), *Terebratalia transversa rubescens* Dall, *Dallinella occidentalis* Dall (80 bis 85 Meter), *Dallinella occidentalis obsoleta* Dall (90 bis 200 Meter), *Laqueus erythraeus* Dall (60 bis 220 Meter).

Pazifischer Äquatorialer Strom (Küsten-Gebiet): *Discinisca strigata* Broderip (10 bis 50 Meter).

Pazifischer Äquatorialer Gegenstrom (Küsten-Gebiet): *Glottidia semen* Broderip (0 bis 30 Meter), *Neorhynchia strebeli* Dall (3600 Meter), *Hispanirhynchia craneana* Dall (2200 Meter).

Humboldt-Strom (früher auch Peru-Strom genannt): *Discinisca lamellosa* Broderip (10 bis 50 Meter), *Discinisca tenuis* Sowerby (10 bis 50 Meter).

Magalhaens-Strom: *Crania patagonica* Dall (220 bis 650 Meter), *Terebratella sowerbyi* King (35 bis 110 Meter).

Ost-Grönland-Strom: *Liothyrella arctica* Friele (200 bis 475 Meter), *Macandrevia tenera* Jeffreys (2600 Meter).

Antillen- und Golf-Strom (Amerikanische Küste): *Glottidia pyramidata* Stimpson (0 bis 30 Meter), *Crania anomala var. pourtalesi* Dall (200 bis 400 Meter), *Thecidellina barretti* Davidson (Woodward) (100 bis 300 Meter), *Gryphus bartlettii* Dall (130 bis 450 Meter), *Gryphus cubensis* Pourtalès (160 bis 5000 Meter), *Argyrotheca schrammi* Crosse (50 bis 220 Meter), *Macandrevia cranium novangliae* Dall (250 bis 2000 Meter), *Dallina floridana* Pourtalès (160 bis 570 Meter), *Terebratulina cailleti* Crosse (30 bis 130 Meter), *Gryphus bartschi* Cooper, *Argyrotheca johnsoni* Cooper.

Bermuda-Inseln: *Argyrotheca bermudana* Dall.

Golf-Strom (Europäische Küste): *Hispanirhynchia cornea* Davidson (450 bis 2000 Meter), *Hispanirhynchia sicula* Davidson, *Eucalathis ergastica* Fischer & Oehlert (650 bis 2000 Meter), *Eucalathis tuberata* Jeffreys (650 bis 2750 Meter), *Dyscolia subquadrata* Jeffreys (900 bis 1000 Meter), *Gwynia capsula* Jeffreys (Englische Küste 15 bis 50 Meter, Sudanische Küste 900 Meter, bei den Azoren 4000 Meter), *Argyrotheca cistellula* Woodward, *Terebratulina retusa* Linnaeus (50 bis 1000 Meter).

Mittelmeer: *Crania lamellosa* Seguenza (75 bis 200 Meter), *Crania kermes* Da Costa & Humphrey (50 bis 500 Meter), *Crania rostrata* Hoeninghaus, *Crania turbinata* Poli, *Liothyrella affinis* Calcar (130 bis 200 Meter, 1300 Meter), *Mühlfeldtia granosa* Seguenza, *Terebratulina emarginata* Risso (50 bis 320 Meter).

Agulhas- und Benguela-Strom: *Lacazella mauritiana* Dall, *Agulhasia davidsoni* King (80 bis 110 Meter), *Kraussina cognata* Sowerby, *Kraussina deshayesi* Davidson (220 Meter), *Kraussina gardineri* Dall (220 bis 275 Meter), *Kraussina natalensis* Krauss (275 Meter), *Kraussina pisum* Lamarck, *Kraussina rubra* Pallas, *Pantellaria gigantea* Deshayes (60 Meter), *Terebratella rubiginosa* Dall.

Persischer Golf: *Mühlfeldtia truncata paucitruncata* Jackson.

Malediven: *Aetheia sladeni* Dall (220 bis 280 Meter), *Chlidonophora chuni* Blochmann (2250 Meter), *Frenulina alcocki* Joubin (200 Meter).

Neu-Amsterdam: *Liothyrella winteri* Blochmann (680 Meter), *Megerlina davidsoni* Vélain (Flachwasser-Zone).

Kerguelen: *Liothyrella antarctica* Blochmann (375 bis 550 Meter), *Terebratella enzenspergeri* Blochmann (35 bis 55 Meter).

West-Wind-Trift: *Discina joubini* Thomson (10 bis 50 Meter), *Crania lecointei* Joubin (500 Meter), *Compsothyris racovitzae* Joubin (325 bis 650 Meter), *Liothyrella uva notocardensis* Jackson (6 Meter), *Macandrevia vanhoeffeni* Blochmann (375 bis 650 Meter), *Macandrevia lata* Thomson (600 Meter), *Stethothyris antarctica* Thomson (600 Meter), *Magellania fragilis* Smith (550 Meter), *Magellania joubini* Blochmann (110 bis 550 Meter), *Magellania macquariensis* Thomson (Flachwasser-Zone).

Das Verbreitunsggebiet *der meisten Arten* ist also nur sehr klein. Im Gegensatz zu diesen Formen sind *andere Arten* von den Umweltsfaktoren unabhängiger und greifen über weitere Gebiete hinaus. Sie folgen dann den Festlandsküsten, überbrücken auch geringere Entfernungen, indem sie an dazwischenliegenden Inseln vorkommen. Auf diese Weise gehört eine Art häufig benachbarten Stromgebieten an.

Während in der vorhergehenden Übersicht nur Arten mit engumgrenzter Verbreitung genannt wurden, folgen nun die Arten mit größeren Verbreitungs-Gebieten.

Auch die folgende Aufstellung ist durchaus nicht endgültig, da nicht alle Fundorte in gleicher Weise glaubhaft sind. Obgleich die Beschreibungen der gefundenen Tiere manchmal nicht die erforderliche Vollständigkeit aufweisen, können wir trotzdem die Richtigkeit der Bestimmung vermuten. Es wäre jedoch wünschenswert, wenn die Originalexemplare nachgeprüft werden könnten. — [In eckige Klammern sind diejenigen Stromgebiete hinzugefügt, aus denen die Fundorte für die betreffenden Arten angezweifelt wurden.]

Japanisches Meer und Sunda-Meer: *Lingula adamsi* Dall (0 bis 30 Meter), *Discinisca stella* Gould (10 bis 50 Meter), *Craniscus japonica* Adams (75 bis 900 Meter), *Terebratalia coreanica* Adams & Reeve (10 bis 275 Meter), *Campages basilanica* Dall (Japanisches Meer 100 bis 660 Meter, Sunda-Meer 125 bis 1250 Meter), *Terebratulina callinome* Dall (130 bis 560 Meter), *Terebratulina valdiviae* Blochmann (100 bis 1000 Meter).

Japanisches Meer, Sunda-Meer und Ost-Australischer Strom: *Lingula tumidula* Reeve (0 bis 30 Meter), *Pictothyris picta* Dillwyn (35 bis 150 Meter).

Sunda-Meer und Ost-Australischer Strom: *Lingula rostrum* Shaw (0 bis 30 Meter).

Ost-Australischer Strom, Neuseeland [und Japanisches Meer]: *Crania suessi* Reeve, *Megerlina lamarckiana* Davidson (Flachwasser-Zone), *Magadina cumingii* Davidson (20 bis 360 Meter).

Bering-Meer und Oya-Schio: *Diestothyris frontinalis* Middendorf (0 bis 430 Meter), *Laqueus blanfordi* Dunker (130 bis 1250 Meter), *Diestothyris tisimana* Nomura & Hatai.

Bering-Meer, Oya-Schio und Kalifornischer Strom (nördlicher Teil): *Frieleia halli* Dall (40 bis 2000 Meter).

Japanisches Meer und Hawaii: *Laqueus rubella* Sowerby (40 bis 175 Meter).

Sunda-Meer und Archipel: *Lingula unguis* Linnaeus (0 bis 30 Meter).

Sunda-Meer, Neuseeland und Hawaii: *Terebratella sanguinea* Lead (10 bis 75 Meter).

Japanisches Meer, Sunda-Meer, Ost-Australischer Strom, Archipel und Hawaii: *Frenulina sanguinolenta* Gmelin (30 bis 550 Meter).

Sunda-Meer, West- und Ost-Australischer Strom und Neuseeland: *Magellania flavescens* Lamarck (10 bis 175 Meter).

Sunda-Meer und Archipel: *Thecidellina maxilla* Hedley (10 bis 15 Meter, 75 bis 150 Meter).

Ost- und West-Australischer Strom [und West-Wind-Trift des Indischen Ozeans]: *Tegulorhynchia nigricans var. pyxidata* Davidson (35 bis 55 Meter), *Cancellothyris australis* Thomson (6 bis 350 Meter), *Gryphus fulvus* Blochmann (120 bis 1000 Meter), *Kraussina atkinsoni* Tennison-Woods (20 Meter).

Pazifischer Nord- und Süd-Äquatorialer Strom und Äquatorialer Gegenstrom (Amerikanische Küste): *Glottidia audebarti* Broderip (0 bis 30 Meter), *Discinisca cumingi* Broderip (10 bis 50 Meter), *Discinisca laevis* Sowerby (10 bis 50 Meter).

Westküste Amerikas (Kalifornischer Strom bis Humboldt-Strom): *Macandrevia americana* Dall (200 bis 4000 Meter), *Macandrevia diamantina* Dall (2200 und 4000 Meter), *Laqueus californica* Koch (100 bis 1600 Meter).

Falkland-Strom und Humboldt-Strom: *Terebratella dorsata* Gmelin (10 bis 220 Meter), *Magellania venosa* Solander (10 bis 150 Meter).

Pazifischer Nord- und Süd-Äquatorialer Strom, Äquatorialer Gegenstrom, Humboldt-Strom, Falkland-Strom [und Brasil-Strom]: *Liothyrella uva* Broderip (18 bis 21 Meter im Golf von Mexiko, 33 bis 1000 Meter im Humboldt-Strom).

Antillen-Strom, Brasil-Strom und Falkland-Strom: *Discinisca antillarum* d'Orbigny (10 bis 50 Meter), *Argyrotheca barrettiana* Davidson (75 bis 1150 Meter), *Argyrotheca lutea* Dall (55 bis 220 Meter), *Bouchardia rosea* Mawe (25 bis 100 Meter).

Golf-Strom (Europäische Küste) und Mittelmeer: *Gryphus sphenoideus* Philippi (360 bis 2000 Meter), *Argyrotheca cordata* Risso (110 bis 175 Meter), *Argyrotheca cuneata* Risso (15 bis 125 Meter im Mittelmeer, 50 bis 350 Meter im Kanaren-Strom), *Megathyris detruncata* Gmelin (30 bis 200 Meter), *Amphithyris seminulum* Philippi, *Platidia davidsoni* Deslongchamps (45 bis 1250 Meter), *Mühlfeldtia truncata* Linnaeus, *Pantellaria monstruosa* Sciacchi (425 bis 2500 Meter).

Golf-Strom (Europäische Küste), Mittelmeer und Kanaren-Strom: *Gryphus vitreus* Born (75 bis 2600 Meter).

Ost-Grönland-Strom und Golf-Strom (Europäische Küste): *Crania anomala* Müller (30 bis 1500 Meter), *Dallina septigera* Lovén (35 bis 1425 Meter), *Terebratulina septentrionalis* Couthouy (0 bis 700 Meter).

Während die bisher genannten Arten nur in ökologisch engbegrenzten Gebieten vorkommen, haben einige andere Arten eine sehr weite Verbreitung, wo sie unter verschiedenen Umweltsbedingungen leben. Diese Tatsache ist eigentlich nicht so erstaunlich, da die Brachiopoda gegen Änderungen der Umweltsfaktoren gar nicht empfindlich sind. (In Aquarien und Versandkisten können sie sich monatelang halten, ohne daß das Wasser erneuert zu werden braucht!) Trotzdem spricht die enge Umgrenzung der meisten Verbreitungsgebiete dafür, daß die Tiere in der Natur nur in den Gebieten vorkommen, die ihrem Optimum entsprechen. Wir können demnach die wenigen Arten, die größere Gebiete bewohnen, als euryök bezeichnen und für sie eine größere ökologische Valenz annehmen. Aber diese Annahme stößt dann wieder auf jene Frage, warum die betreffenden Arten nicht auch noch über die Grenzen ihres Gebietes in benachbarte gleichgeartete Bezirke vorstoßen. Haben doch andere (eben besprochene) Arten gezeigt, daß sie diesen Schritt verwirklichen konnten. Wir stehen damit wieder vor einer alten Tatsache, daß Tiere mit weiter Verbreitung, in der sie häufig extremen Verhältnissen ausgesetzt sind, plötzlich vor einer fast unscheinbaren Grenze halt machen, die von verwandten Arten (mit engerer Verbreitung) ohne Schwierigkeiten überschritten wird. — Wir werden erst dann diesen Fragen näher kommen können, wenn uns die biologische Ozeanographie das Problem der Leitformen eröffnet hat, dessen Ziel letzten Endes auch dahin führt, daß die Reaktion der einzelnen Formen gegen die verschiedenen Umweltsfaktoren festgestellt wird.

Cryptopora gnomon Jeffreys: Golf-Strom (Amerikanische und Europäische Küsten), Labrador-Strom, Kanaren-Strom (175 bis 4000 Meter).

Diestothyris spitzbergensis Davidson: Nördliches Eismeer, Labrador-Strom, Golf-Strom (Europäische Küste) (75 bis 650 Meter).

Macandrevia cranium Müller: Nördliches Eismeer, Ost-Grönland-Strom, Golf-Strom (Amerikanische und Europäische Küsten), Kanaren-Strom (10 bis 2000 Meter).

Im Gegensatz zu diesen 3 Arten, die vom Nord-Polar-Meer her nach Süden in den Atlantischen Ozean vorstoßen, dringt

Hemithyris psittacea Gmelin aus dem Nord-Polar-Meer, in dem sie zirkumpolar vorkommt, in den Atlantischen und Pazifischen Ozean vor: Labrador-Strom, Ost-Grönland-Strom, Golf-Strom (Amerikanische und Europäische Küsten), Bering-Meer, Oya-Schio, Kalifornischer Strom (nördlicher Teil) (6 bis 135 Meter). Mit Ausnahme der Fundorte im Gebiet des Golf-Stromes gehören alle Fundstellen den kalten Stromgebieten an. Wenn diese Art auch kälteliebend ist, so gilt diese Erklärung nicht für die 3 vorher genannten Arten, denn sie sind — wie auch *Hemithyris psittacea* Gmelin — Formen der obersten Meeres-Schichten, aber sie leben je nach ihrem Gebiet in den verschiedensten Temperaturen.

Obwohl alle bisher besprochenen Arten einheitliche, zusammenhängende Gebiete bewohnen, scheinen doch 4 Arten in Gegenden vorzukommen, die voneinander getrennt sind.

Lacazella mediterranea Risso und *Platidia anomioides* Scacchi & Philippi wurden im Antillen-Strom, Golf-Strom (Europäische Küste) und Mittelmeer gefunden.

Pantellaria echinata Fischer & Oehlert: Antillen-Strom (175 Meter), Golf-Strom (Europäische Küste), Kanaren-Strom (600 bis 775 Meter), Agulhas-Strom (400 Meter) [und Ost-Australischer Strom?].

Abyssothyris wyvilli Davidson: Falkland-Strom, Humboldt-Strom [auch Galapagos-Inseln] und Ost-Australischer Strom (2000 bis 5300 Meter).

Pelagodiscus atlanticus King ist *unter allen Brachiopoda* die einzige Art, die vielleicht in allen Meeren lebt. Sie kommt meistens in Tiefen zwischen 2000 und 5000 Metern vor; sie wurde jedoch auch schon in etwa 400 m Tiefe gefunden.

Stammesgeschichte

Die Fragen nach der Stammesgeschichte der Brachiopoda und nach der verwandtschaftlichen Beziehung zu anderen Tiergruppen sind eng mit der Paläontologie verknüpft. Denn die Brachiopoda haben ihre Blütezeit nicht nur in geologischen Zeiten gehabt, sondern treten uns bereits zu Beginn der geologischen Zeit-Rechnung entgegen. Die rezenten Arten sind letzte Überreste, die nur in geringer Arten- und Individuen-Zahl über die Ozeane verteilt sind und von vergangenen Zeiten zeugen, in denen sie die häufigsten Tiere der Meere waren. Es macht fast den Anschein, als ob sie erhalten wären, um uns heute eine lebendige Vorstellung und Deutung der zahllosen Versteinerungen zu ermöglichen, die uns sonst unerschließbar geblieben wären.

Da uns charakteristische Brachiopoda bereits im Kambrium begegnen, müssen die Fragen nach der Stammesgeschichte und nach der verwandtschaftlichen Beziehung zu anderen Tiergruppen noch vor diese Zeit zurückstoßen; denn seit jenen geologischen Perioden sind die Brachiopoda völlig in sich geschlossen und zeigen keinen Versuch über ihren streng festgelegten Bauplan hinauszugehen.

Die Beantwortung der Frage nach den verwandtschaftlichen Beziehungen zu anderen Tiergruppen wurde häufig versucht. Zunächst noch unbewußt, indem die Brachiopoda mit der größten Selbstverständlichkeit als bivalve Mollusken (Lamelli-

branchiata) betrachtet wurden. Dann aber tauchten etwa 1845 die ersten Zweifel über diese Zugehörigkeit der Brachiopoda auf und eigenartigerweise wurde daraufhin die Verwandtschaft mit den Mollusken mit immer größerem Eifer verfochten (Vogt, Dall), je mehr diese Annahme in Zweifel gezogen wurde. Bahnbrechend waren die Betrachtungen von Steenstrup und Morse, die als die eigentlichen Vorkämpfer zu einem neuartigen System gelten müssen.

Obwohl im Laufe der Zeit häufig die Ähnlichkeit zwischen Anneliden und Brachiopoda behauptet wurde (erstmalig 1845 von Steenstrup), ist ihre wahre Beziehung erst sehr langsam erkannt worden. 1853 stellte Huxley die Verwandtschaft zu *den Bryozoa* fest, die ihrerseits bereits 1850 von Milne Edwards mit *den Molluscoidea* gerechnet wurden. 1883 zeigte van Bemmelen die Übereinstimmungen zwischen *den Brachiopoda* und *Chaetognatha.* 1888 versuchte Caldwell eine neue Deutung des Bauplanes der Brachiopoda und verglich sie mit *Phoronis* und *den Polyzoa* (= *Bryozoa*). Aber erst in neuester Zeit (1931 von Lameer, 1937 von Krumbach) ist die Frage nach der verwandtschaftlichen Beziehung endgültig beantwortet worden. Lameer faßte unter dem Begriffe Dérosomes *die Molluscoides* (mit *den Phoronidiens* und *Bryozoaires* [*Ectoproctes* und *Endoproctes*] einerseits und *den Brachiopodes* und *Chaetognathes* anderseits) und die Hydrocoeliens (mit *den Enteropneustes* [*Ptérobranches* und *Balanoglossus*] einerseits und *den Echinodermes* anderseits) zusammen. Diese Gedanken Lameers vervollständigte Krumbach, indem er *die Phoronidea, Lophopoda* nebst *Stelmatopoda* und *die Brachiopoda* als Tentaculata, *die Chaetognahta* als Sagittoidea und endlich *die Pterobranchia* und *Enteropneusta* als Branchiotrema zum Unterstamm der **Vermes Oligomera** vereinigte [Seite (5) 63].

In 19 Thesen hat Krumbach die Zusammengehörigkeit dieser — und nur dieser — Tiergruppen dargelegt. Auf Grund einer neuen Deutung der Körper-Regionen und unter Benutzung bereits vorhandener und bekannter Abbildungen hat er *die Vermes Oligomera* durchgearbeitet und den Weg für die künftigen Untersuchungen gewiesen. Als *Vermes Oligomera* sind die Brachiopoda nach Krumbach: (1) Wassertiere, (2) Tiere von geringer Größe, (3) Röhrenwürmer, deren Röhre zu Schutzschilden umgebildet ist, (4) Tiere, die in Platz- und Freß-Gemeinschaften miteinander leben, (5) Tiere eines einheitlichen Lebensbezirkes mit einer Larve, die der Trochophora entspricht, (6) Tiere mit 3-gliederigem Körper, dessen Vorderleib auf das Epistom beschränkt ist, dessen Mittelleib aus den Armen besteht und dessen Hinterleib kragenartig nach vorn ausgestülpt ist und sonst den übrigen Teil des Körpers umfaßt, (7) Tiere, deren Hinterleib durch einen Stiel ausgezeichnet ist, (8) Tiere, deren Mittelleib einen Tentakel-Apparat trägt, (9) Tiere mit epistomartigem Vorderleib, (10) Tiere mit 3-teiligem Darmrohr, das im Mittelleib beginnt und dem eine Mundbucht vorgelagert ist, (11) Tiere, die nach einer Normalen orientiert sind, deren einer Endpunkt inmitten der Mund-Öffnung und deren anderer Endpunkt inmitten des Afters liegt, (12) Tiere mit 3 Leibeshöhlen: einer unpaarigen im Vorderleib und je einer paarigen im Mittel- und Hinterleibe, (13) Tiere mit einer vorwiegend aus Längsmuskelfasern bestehenden Muskulatur, (14) Tiere mit bewimperter Epidermis, (15) Tiere mit (äußeren und inneren) Skeletten, (16) Tiere mit Zölomodukten, die (mindestens einen der beiden ersten) Körper-Abschnitte der Außenwelt eröffnen, (17) Tiere, deren Gonaden nur im Hinterleib liegen. (18 und 19) (Allgemeines über das Blutgefäß-System und das Nerven-System der Oligomera hat Krumbach nicht aufgestellt). Damit hat Krumbach *die Vermes Oligomera* scharf umrissen und von den anderen Tiergruppen getrennt. Als Definition des ganzen Unterstammes formuliert er: »Die *Vermes Oligomera* sind aus 3 Segmenten bestehende derosome Würmer — mit Metanephridien als Exkretions-Organen (die zuweilen, bei der tentakulaten Gruppe, mit Genitalgängen gekoppelt, als Segmentalorgane auftreten können).« — Es ist recht erstaunlich, daß sich die ähnlichen Züge in den einzelnen Gruppen wiederfinden lassen, obwohl die hypothetische Trennung dieser Formen voneinander in Zeiten liegen muß, die von unserer Wissenschaft nie erhellt werden können.

Wenn demnach die Frage nach der verwandtschaftlichen Beziehung der Brachiopoda stets nur aus der Ähnlichkeit der Organe gefolgert werden kann, spielt sich dagegen die Abwandlung des Grundplanes innerhalb der Ordnung Brachiopoda in einer Weise ab, die wir noch aus den steinernen Zeugen ablesen können. Trotzdem fehlt uns aber auch hier häufig das Material, das die Übergänge zwischen den Familien überbrücken soll.

Bereits im Kambrium sind Vertreter der 3 Familien: Lingulidae, Craniidae und Thecideidae vorhanden gewesen. Im Silur treten dann die Familie der Rhynchonellidae und die (bereits in der Trias ausgestorbene) Familie der Spiriferidae dazu. Als letzte Familie erscheinen im Devon die Terebratulidae.

Das Vorherrschen der einzelnen Familien hat im Laufe des Paläozoikums stark gewechselt: denn während seit dem Unter-Kambrium *die Lingulidae* und *Craniidae* weit *den Thecideidae* an Zahl überlegen waren und mit den Trilobiten den Hauptteil der bis heute bekannt gewordenen fossilen Meerestiere bildeten, so ändert sich schon im Silur dieses Verhältnis. *Die Lingulidae*, *Craniidae* und *Thecideidae* verlieren mit Beginn des Unter-Silur die Vorherrschaft und werden durch die neu auftretenden *Rhynchonellidae* und *Spiriferidae* abgelöst. Aber troztdem bleiben die 3 ersten Familien erhalten und bringen im Laufe der Perioden viele neue Gattungen hervor, die jedoch teilweise wieder ausgestorben sind. Im Unter-Silur erscheint auch zum ersten Male die Gattung *Lingula* Bruguière, die sich in erstaunlicher Formentreue bis in unsere Zeit erhalten hat. Das Auftreten der *Terebratulidae* im Devon ist zunächst noch wenig merkbar, aber im Karbon und Perm treten sie mehr und mehr in den Vordergrund, während *die Thecideidae* (*Strophomenaceen*) zu aberranten Formen neigen (zum Beispiel die asymmetrischen Richthofenien, die Lyttonien) und zurückgehen.

So sind zu Beginn der Trias fast alle Gattungen *der Thecideidae* ausgestorben, und nur die in der Trias erscheinende Gattung *Thecidellina* Thomson ist bis heute erhalten geblieben. Neben den spärlichen Resten der im Paläozoikum so zahlreichen 3 Familien entwickeln sich in der Trias *die Rhynchonellidae* und *Terebratulidae* zu einer besonderen Blüte. Und als im Unteren Jura (Lias) die *Spiriferidae* verschwinden, stehen die Familien der Brachiopoda in ähnlichem Zahlenverhältnis zueinander wie heute; jedoch bilden sie damals noch einen wesentlichen Teil der marinen Fauna.

Mit dem Tertiär setzt dann der allgemeine Rückgang der Brachiopoda ein, so daß wir heute nur noch kümmerliche Reste dieser einst so üppigen Tier-Gruppe haben: gegenüber etwa 7000 fossilen Arten, die sich auf etwa 350 bis 400 Gattungen verteilten, gibt es heute nur etwa noch 260 Arten in 64 Gattungen.

Aus diesem urzeitlichen Geschehen hat man immer wieder versucht, die einzelnen Familien aufeinander zurückzuführen. Entscheidend war hierfür die Beobachtung, daß *die Lingulidae* und *Craniidae* im Unter-Kambrium die weitaus zahlreichsten Brachiopoda waren, während *die Thecideidae* ihre Blüte im Silur erreichen und *die Rhynchonellidae* und *Spiriferidae* im Silur erst auftreten. Dadurch, daß *die Terebratulidae* im Devon erscheinen, glaubte man eine Reihenfolge der Entwickelung zu sehen, die durch einige »Zwischenformen« belegt werden konnte.

Die Ausgangsform aller Brachiopoda sollen *die Rustellidae*, und zwar *Rustella edsoni* Walcott (= *Kutorgina cingulata* e. p.) darstellen, die — aus dem Unter-Kambrium von Georgia und Vermont bekannt — im erwachsenen Zustande noch die Urform der Schilde bewahrt haben, welche bei den Larven der Brachiopoda stets wiedergefunden wird: das Protegulum. Aus *diesen Rustellidae* sollen sich *die Obolidae* und *die Kutorginidae* entwickelt haben. Von *den Kutorginidae* sollen *die Thecideidae* auf dem Weg über *die Orthidae* (Unter-Kambrium bis Perm) und *Strophomenidae* (Unter-Silur bis Perm) abstammen. *Die Obolidae* bilden nach der Ansicht vieler Paläontologen die Stammform für *die Lingulidae* und *Craniidae*, nach Schuchert 1913 sogar auch für *die Rhynchonellidae*, *Spiriferidae* und *Terebratulidae*. Jedoch ist der direkte Ursprung der 3 letztgenannten Formen aus den *Obolidae* noch stark in Frage gestellt worden. »Die naheliegende Überlegung (Hall und Clarke), die differenziertesten Armgerüste seien auf dem Wege (1) Crura — *Rhynchonellacea*, (2) Schleifen — *Terebratulacea*, (3) Spiralen — *Spiriferacea* entstanden, läßt sich mit der zeitlichen Aufeinanderfolge der Typen nicht gut vereinigen: *Rhynchonellacea* Unter-Silur, *Spiriferacea* (*Atrypidae*) Unter-Silur, *Terebratulidae* Unter-Devon. Der von Beecher und Schuchert erwiesene gleiche Gerüstanfang bei Atrypiden und Terebratuliden läßt natürlich auf genetische Beziehungen zwischen beiden Typen schließen, und in den kompliziertesten Gerüsten der Atrypiden könnte man vielleicht eine Parallelrichtung zu dem Terebratellid-Typus sehen, aber eine wirkliche Klärung der möglichen Beziehungen läßt sich auch nach den zum Beispiel von Beecher und J. M. Clarke studierten Jugendformen der verschiedenen Gruppen nicht erzielen. Ob zu den Rhynchonellaceen überhaupt irgendwelche näheren Beziehungen existieren? Die Rhynchonellen mögen in Orthis-ähnlichen Formen wurzeln. Nach den Schalenanfängen könnte auch für die erst im Ober-Silur einsetzenden *Spiriferidae* im engeren Sinne Orthis-Ähnlichkeit der Ausgangsform angenommen werden. Ob dann vielleicht *Atrypidae* — *Athyridae* — *Koninckinidae* auf der einen, *Spiriferidae* auf der anderen Seite zwei von Anfang an ganz verschiedene Stämme sein mögen? Das sind Fragen, deren Beantwortung heute noch nicht gegeben werden kann.«

Seitdem Pompeckj 1912 diese Worte geschrieben hat, ist das Problem nicht gelöst worden. Nachdem die paläontologische Literatur über die Brachiopoda lange Jahre

hindurch kaum weiter geschritten war, lebte sie plötzlich vor knapp 10 Jahren mit besonderer Stärke wieder auf. Jährlich erscheinen gewöhnlich mehrere größere Abhandlungen — häufig sehr dickleibige Bände —, deren Autoren eine Neueinteilung der Gruppe erstreben, die sich auf die Ausbildung des Weichkörpers gründet, soweit er an Hartteilen zum Abdruck gekommen ist. Eine Entwickelung der Paläontologie in dieser Richtung war zu erwarten, da die Systematik auf Grund der Schilde und deren Anhänge auf Irrwege führte. Um so mehr ist es zu begrüßen, daß die moderne Paläontologie neue Wege anstrebt, auf denen wir zu gesicherteren Ergebnissen gelangen werden. Eine Berücksichtigung dieser neueren Literatur ist hier nicht am Platze, zumal da die einzelnen Fragen heute inmitten der Diskussion stehen.

Die Brachiopoda werden von den neueren Autoren, die sich ausschließlich mit ihnen und nicht mit der Klassifikation der verwandten Tiergruppen befaßten, als eine Tier-Klasse aufgefaßt und in Ordnungen eingeteilt. Thomson, dessen klassifikatorische Bearbeitung der *Brachiopoda* seit Davidson 1886 bis 1888 an erster Stelle zu nennen ist, hat 1927 die 4 Ordnungen noch zu 2 Unterklassen zusammengefaßt und damit wieder die alte Einteilung übernommen.

In diesem Handbuch bilden die Brachiopoda nach dem ursprünglichen Plane die 3te Ordnung der Tentaculata; daß sie während des Druckes des vorliegenden Bandes in die 2te Reihe gerückt sind, beruht *rein auf drucktechnischen Gründen* und soll keine Änderung der ursprünglichen Anschauung bedeuten. Ihre Unterteilung erfolgt in 5 Familien, die untereinander in wechselvoller verwandtschaftlicher Beziehung stehen. Innerhalb der Familie mußte in 3 Fällen noch eine weitere Einteilung in Reihen durchgeführt werden. Siehe Tabelle!

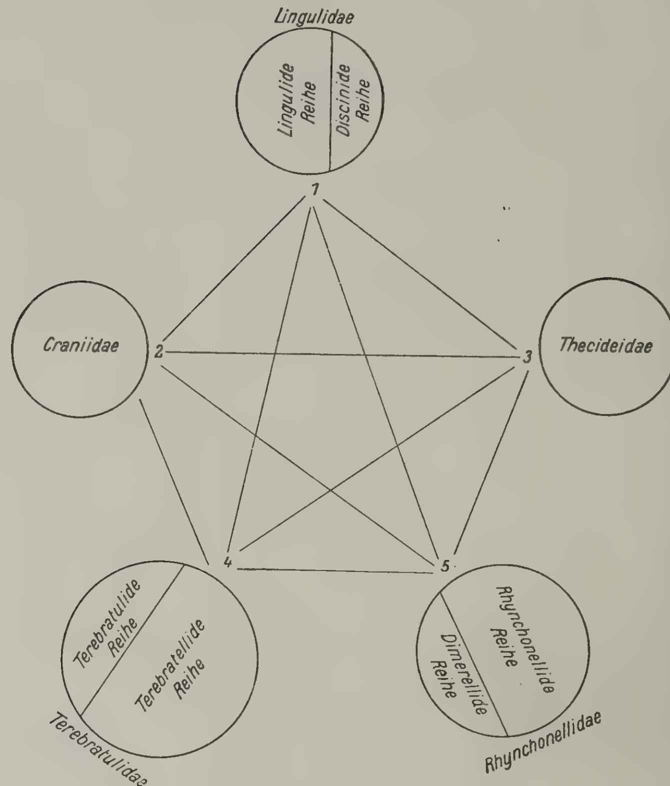
Solange die Bearbeiter dieser Tier-Gruppe von der paläontologischen Seite kamen, was bei der etwa 50mal größeren Arten-Zahl *ausgestorbener Tiere* gegenüber *den lebenden Arten* nicht zu verwundern ist, war die Klassifikation fast ausschließlich auf die Ausbildung der Hartteile begründet. Auch heute kennen wir von den rezenten Arten, weitaus in den meisten Fällen ebenfalls nur die Hartteile und daher kommt es, daß diese Organe stets im Vordergrunde des systematischen Interesses gestanden haben. Unsere Kenntnis von dem Weichkörper ist noch äußerst ungenügend, aber trotzdem zeigt sie, daß er bei einer späteren systematischen Gliederung in weit höherem Maße berücksichtigt werden muß.

Die 5 Familien der Brachiopoda lassen sich nicht in eine Reihe ordnen, in der die einzelnen Glieder neben- oder gar übereinander stehen. Das hohe geologische Alter der Brachiopoda und ihre frühe Sonderung in mehrere scharf voneinander abgegrenzte Familien (von denen einige bereits ausgestorben sind) lassen nur noch die Möglichkeit offen, die 5 Familien in etwa gleiche Abstände zueinander zu stellen und ihre gegenseitigen Beziehungen zu ermitteln. Siehe Figur 227!

In der nachfolgenden Übersicht ist der Versuch gezeigt, die einzelnen Familien gruppenweise zusammenzustellen und die ihnen gemeinsamen Eigenschaften aufzuzählen, die die jeweilige Gruppe von den übrigen Brachiopoda unterscheiden.

Klassifikation

Brachiopoda	Gray 1857		Owen 1858	Bronn 1862	Huxley 1869	King 1873	Beecher 1891	Thomson 1927
1. Familie **Lingulidae**	Helictopoda (part.)	Sarcobrachia	LYOPOMATA	ECARDINES	INARTICULATA	TRETENTERATA		GASROCAULIA
Linguliden Reihe							ATREMATA	
Disciniden Reihe							NEOTREMATA	
2. Familie **Craniidae**								
3. Familie **Thecideidae**	Ancylopoda	Cryptobrachia	ARTHROPOMATA	TESTICARDINES	ARTICULATA	CLISTENTERATA	PROTREMATA	PYGOCAULIA
4. Familie **Terebratulidae**		Ancylobrachia					TELOTREMATA	
Terebratuliden Reihe...								
Terebratelliden Reihe...								
5. Familie **Rhynchonellidae**	Helictopoda (part.)	Sclerobrachia						
Dimerelliden Reihe								
Rhynchonelliden Reihe...								



Figur 227. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA. — Schematische Darstellung der *verwandtschaftlichen Beziehungen* der 5 Familien der Brachiopoda zueinander.

In Worten ausgedrückt stellt sich die Verwandtschaft der Familien so dar:

1—2 Die zentrale Höhle des Hinterleibes ist völlig von Organen erfüllt. Der Darm ist lang und in einen Dünndarm und einen Enddarm geteilt; er mündet durch einen After nach außen. Die Muskelbündel werden etwa in der Mitte von einer queren Platte aus Stützsubstanz durchsetzt und von dort aus innerviert. An den Seitenwänden des Körpers ist ein Musculus cutaneus ausgebildet. Der dorsale und der ventrale Kragenlappen sind unabhängig voneinander. Die Schilde stehen in keiner festen Beziehung (Gelenk) zueinander. Von dem Rückenschild entspringen keine festen Armgerüste.

2—3 Kein Stiel.

4—5 Die Gonaden liegen nur in den Kragenhöhlen. Stiel ohne Höhle. In den mittleren Verlauf der Muskeln sind Sehnen eingeschaltet.

1—2—3 Die Muskelbündel bestehen aus durchgehenden Fibrillen.

3—4—5 Die zentrale Höhle des Hinterleibes ist nur zum geringen Teile von Organen erfüllt. Der Darm ist blind geschlossen. Der dorsale und der ventrale Kragenlappen gehen an dem hinteren Teile des Körpers ineinander über. Die Schilde stehen durch ein Gelenk miteinander in einer festen Beziehung. Von dem Rückenschilde entspringen feste Armgerüste.

1—2—3—4 1 Paar Exkretions-Organe. Kragenpapillen.

1—2—3—5 Rechter und linker Arm sind voneinander unabhängig.

1—2—4—5 Die Muskulatur ist kaum reduziert.

1—3—4—5 Der dorsale Kragenlappen ist mit dem Eingeweidesack völlig verwachsen.

2—3—4—5 Die Schilde bestehen aus kohlensaurem Kalk. Der Vorderleib ist parenchymatös. Die Randlakune ist nicht ausgebildet.

Eine erschöpfende Vollständigkeit dieser Übersicht ist dabei weder erstrebt worden noch mit den heutigen Kenntnissen möglich. Außerdem sind die einzelnen Eigenschaften nicht von gleicher Wertigkeit. Trotzdem ermöglicht uns diese Zusammenstellung aber einen Eindruck von der wechselvollen, verwandtschaftlichen Beziehung. Ebenso interessant wie die Übereinstimmung in vielen Merkmalen ist auch die Gegensätzlichkeit in anderen Punkten, wie sie aus der Definition der Familien hervorgeht. Übereinstimmungen und Gegensätzlichkeiten geben uns dann folgendes Bild:

Die Lingulidae (darin sind zusammengefaßt *die lingulide und die discinide Reihe*) sind am weitesten aus dem Kreise der übrigen Familien herausgerückt; ihre nächsten Beziehungen haben sie zu ***den Craniidae.*** Obwohl ***die Craniidae*** ihrerseits mehrere Eigenschaften mit ***den Thecideidae, Terebratulidae*** und ***Rhynchonellidae*** gemeinsam haben (im Gegensatz zu ***den Lingulidae***), sind sie doch nicht als Zwischenform zwischen ***den Lingulidae*** einerseits und ***den 3 übrigen Familien*** anderseits aufzufassen, sondern unterscheiden sich von beiden Seiten durch viele wesentliche, eigene Züge. Die nahe Verwandtschaft zwischen ***den Terebratulidae*** und ***Rhynchonellidae*** geht aus vielen gemeinsamen Merkmalen hervor. Die Stellung ***der Thecideidae*** ist noch sehr ungewiß, solange ihr Weichkörper nicht nach modernen Gesichtspunkten neu untersucht wird.

Die folgenden Definitionen der Familien beziehen sich ausschließlich auf die rezenten Formen, da wir nur von ihnen eine Vorstellung vom Bau des Weichkörpers und der Hartteile haben. Dieses Bild ist aber noch weitestgehend lückenhaft und ist nur auf die — meistens recht unvollkommene — Kenntnis einiger weniger Arten begründet. Es bleibt späteren Untersuchungen überlassen, die fossilen Formen dieser Klassifikation einzubeziehen, wenn wir uns daran gewöhnt haben, die Verschiedenheiten des Weichkörpers stets höher zu bewerten als die der Hartteile — und die unterschiedlichen Merkmale der Hartteile nur noch für die Gliederung niederer systematischer Einheiten zu benutzen. Jedoch auch hier sollte die Ausbildung des Weichkörpers im Vordergrunde stehen. Aber von diesem Ideal sind wir noch weit entfernt. Das ist teilweise darauf zurückzuführen, daß wir von den meisten Arten und Gattungen nur die Hartteile besitzen; von anderen sind die seltenen Exemplare nicht einer anatomischen Untersuchung geopfert worden, und schließlich lassen sich gute und umfassende Beobachtungen nur an ausreichendem Material gewinnen. Es ist daher nicht erstaunlich, daß die Klassifikation und die Definition der Gattungen bisher zum größten Teil — wenn nicht sogar ausschließlich — von Paläontologen oder von Schalen-Systematikern aufgestellt worden sind.

Da es zur Zeit nicht möglich war, das ausreichende Material für neue Definitionen zu bekommen, sind hier die alten Definitionen für die Gattungen übernommen, wie sie Davidson, Schuchert, Beecher, Dall, Thomson und andere Autoren gebildet haben. Und zwar habe ich mich in erster Linie an die letzte umfassende Bearbeitung (Thomson 1927) gehalten. Es ist notwendig, diese ohne wahren Sinn für Architektonik aufgebaute Nomenklatur für Skelett-Teile künftig fallen zu lassen.

Bestimmungs-Tabelle für die Gattungen der Brachiopoda auf Grund der Schildmerkmale (nach Thomson 1927, abgeändert)

(1a) Bauch- und Rücken-Schild sind unabhängig voneinander, das heißt, sie sind durch kein Gelenk miteinander verbunden und werden nur durch Teile des Weichkörpers zusammengehalten . . . . 2. *Lingulidae, Craniidae*

(1b) Bauch- und Rücken-Schild sind durch ein Gelenk mit Gelenkköpfen und Gelenkpfannen) miteinander verbunden und zwar unabhängig vom Weichkörper . . . 7. *Terebratulidae, Thecideidae, Rhynchonellidae*

(2a) Die Schilde bestehen aus Chitin; sie enthalten aber auch geringe Mengen phosphorsaurer Kalke . . . . 3. *Lingulidae*

(2b) Die Schilde bestehen aus kohlensaurem Kalk, der in Lamellen abgelagert ist . . . 6. *Craniidae*

(3a) Die Schilde sind länglich, flach und gleich geformt . . 4. *lingulide Reihe*

(3b) Die Schilde sind rund; der Rückenschild ist stärker gewölbt als der Bauchschild; der Bauchschild ist vom Hinterrande her schlitzförmig eingekerbt . . . . . . 5. *discinide Reihe*

(4a) Im Bauchschild dient ein »erker«-artiger Vorsprung zum Ansatz des Musculus cutaneus anterior . . . . Gattung *Lingula* Brugière

(4b) Auf der Innenseite des Bauchschildes entspringen 2 Leisten am hinteren Rand und ziehen — schwach divergierend — durch das hintere Drittel des Schildes; auf der Innenseite des Rückenschildes ist nur eine entsprechende, mediane Leiste vorhanden . . . . Gattung *Glottidia* Dall

(5a) Die Schilde sind konzentrisch um die Protegula aufgebaut . . . . Gattung *Pelagodiscus* Dall

(5b) Die Schilde sind exzentrisch gebaut, die Protegula liegen zum hinteren Schildrande verschoben; ohne medianes Septum im Bauchschild . . . . Gattung *Discinisca* Dall

(5c) Die Schilde sind exzentrisch gebaut, die Protegula liegen zum hinteren Schildrande verschoben; im Bauchschild ein medianes Septum . . . . Gattung *Discina* Lamarck

(6a) Die Innenseite des Rückenschildes zeigt keine besonders hervorstehende Leisten oder Septa. Gattung *Crania* Retzius

(6b) Die Ansatzflächen der Musculi transversi anteriores liegen im Rückenschild auf Leisten; von der Mitte des Rückenschildes zieht gegen den vorderen Rand ein flaches Septum. . . . . Gattung *Craniscus* Dall

(7a) Schilde ohne quere Verbindung (Cruralium) zwischen den Crura und ohne Spondylium . . . . 8. *Thecideidae*

(7b) Schilde von Kragenpapillen durchsetzt; Armgerüst vorhanden . . . . 9. *Terebratulidae*

(7c) Schilde nicht von Kragenpapillen durchsetzt; als Gerüste sind nur die Crura entwickelt . . . . 20. *Rhynchonellidae*

(8a) Bauchschild ohne Deltidium; im Rückenschild Eindrücke von schleifenförmigen Armen . . . . Gattung *Thecidellina* Thomson

(8b) Bauchschild mit Deltidium; im Rückenschild Eindrücke der Arme, die jederseits zu 2 Radien ausgezogen sind; dünne Kalkspangen in diesen Eindrücken . . . Gattung *Lacazella* Mumier-Chalmas

(9a) Ohne medianes Septum im Rückenschild . . . . . 10. *terebratulide Reihe*

(9b) In der Anlage ein medianes Septum im Rückenschild . . . . 13. *terebratellide Reihe*

(10a) Die Ansatzflächen der Musculi longitudinales dorsalis liegen direkt an der Innenfläche des Rückenschildes . . . . . 11. Unterreihe *Cancellothyrinae* Thomson

(10b) Die Ansatzflächen der Musculi longitudinales dorsalis liegen an den Platten der Gelenkpfannen-Ränder . . . . 12. Unterreihe *Terebratulinae* Dall

(11a) Subplectolophe Arme; Schilde bikonvex;
- (11a 1) Stielloch hypothyrid; Schnabel kurz . . . Gattung *Chlidonophora* Dall
- (11a 2) Stielloch hypothyrid; Schnabel lang und röhrenförmig . . . . Gattung *Agulhasia* King
- (11a 3) Stielloch submesothyrid . . . . Gattung *Eucalathis* Fischer & Oehlert

(11b) Plectolophe Arme;
- (11b 1) Schilde plankonvex mit sulcater Kommissur; Stielloch hypothyrid . . . Gattung *Murravia* Thomson
- (11b 2) Schilde bikonvex mit sulciplicater Kommissur; Stielloch submesothyrid . . . Gattung *Terebratulina* d'Orbigny
- (11b 3) Schilde bikonvex mit sulciplicater Kommissur; Stielloch epithyrid . . . Gattung *Cancellothyris* Thomson
- (11b 4) Schilde bikonvex mit rectimarginater Kommissur . . . . Gattung *Surugathyris* Yabe & Hatai

(12a) Plectolophe Arme;
- (12a 1) Sulcate Kommissur; Stielloch hypothyrid . . . . Gattung *Abyssothyris* Thomson
- (12a 2) Schilde bikonvex mit sulciplicater Kommissur; Stielloch epithyrid; Spicula der Arme ohne Zirrensockel . . . . Gattung *Gryphus* Megerle von Mühlfeldt
- (12a 3) Schilde bikonvex mit sulciplicater Kommissur; Stielloch epithyrid; Spicula der Arme mit Zirrensockel . . . Gattung *Liothyrella* Thomson
- (12a 4) Schilde bikonvex mit sulciplicater (?) Kommissur; Stielloch epithyrid (?); niedriges, schmales, medianes, dorsales Septum . . . . Gattung *Cnismatocentrum* Dall
- (12a 5) trocholopher Arm . . . . Gattung *Dyscolia* Fischer & Oehlert

(13) [Eine in allen Punkten gültige Bestimmungs-Tabelle läßt sich für die Tiere *der terebratelliden Reihe* nicht aufstellen, da sich die einzelnen Eigenschaften nicht nur während der ontogenetischen Entwickelung stark verändern (siehe zum Beispiel das Armgerüst, Figur 180), sondern weil sich auch innerhalb der einzelnen Unterreihen die Entfaltung der ausgewachsenen Formen (vor allem der Gattungen) keine besonderen Merkmale finden, die in allen Fällen richtunggebend wären. Es ist daher nur möglich unter Berücksichtigung aller Merkmale und ihrer wechselseitigen Ausprägung einen systematischen Leitgedanken zu konstruieren, um die Gattungen in eine gewisse organische Beziehung zueinander bringen zu können. Ausschlaggebend für diese Anordnung sind die jeweils höchstentfalteten Arten und Gattungen jeder Unterreihe, während die phylogenetisch niedereren Formen erst sekundär in die entsprechende systematische Beziehung zu jenen höheren gestellt werden können. Es wird daher wohl auch praktisch unmöglich sein, irgendein vorliegendes Tier an Hand der nachfolgenden Bestimmungs-Tabelle eindeutig in die richtige Gattung einweisen zu können, solange nicht auch ein gutes Vergleichs-Material oder die einschlägige Literatur hierüber herbeigezogen werden kann. Von den Arten gilt das eben Gesagte häufig in noch verschärfterer Weise, da sich Jugend- und Alters-Formen immer stark in der Ausprägung jeder der Eigenschaften unterscheiden.]

	Arme in den höchst-entwickelten Gattungen	Spicula	Stützplatten der Gelenk-köpfe		Unterreihe
(13a)	ptycholoph	schwach oder fehlend	fehlend	14.	*Megathyrinae* Dall
(13b)	sigmoid	stark	manchmal ausgebildet	15.	*Platidiinae* Thomson
(13c)	plectoloph	stark	fehlend	16.	*Mühlfeldtiinae* Oehlert
(13d)	plectoloph	schwach oder fehlend	immer ausgebildet	17.	*Dallininae* Beecher
(13e)	plectoloph	mäßig	ausgebildet	18.	*Laqueinae* Thomson
(13f)	plectoloph	fehlend	fehlend	19.	*Magellaniinae* Beecher

(14a) Trocholophe Arme . . . . Gattung *Gwynia* King
(14b) Schizolophe Arme . . . . Gattung *Argyrotheca* Dall
(14c) Ptycholophe Arme . . . . Gattung *Megathyris* d'Orbigny
(15a) Keine Armgerüste . . . . Gattung *Amphithyris* Thomson
(15b) Schwach entwickelte Armgerüste . . . . Gattung *Platidia* Costa
(16a) Vom medianen Septum erheben sich die aufsteigenden Spangen des Armgerüstes . . . Gattung *Kraussina* Davidson
(16b) Vom medianen Septum erheben sich die aufsteigenden Spangen des Armgerüstes, an denen noch rudimentäre Reste der absteigenden Spangen sitzen . . . . . . Gattung *Megerlina* Deslongchamps
(16c) Die aufsteigenden Spangen des Armgerüstes schließen sich zu einem Ring vor dem Septum zusammen; die absteigenden Spangen ziehen im großen Bogen an die Seiten dieses Ringes;
(16c 1) Submegathyride Gelenkachse; Stielloch submesothyrid . . . . Gattung *Mühlfeldtia* Bayle
(16c 2) Submegathyride Gelenkachse; Stielloch amphithyrid . . . . Gattung *Pantellaria* Dall
(16c 3) Terebratulide Gelenkachse; Stielloch submesothyrid . . . . Gattung *Aldingia* Thomson
(17a) Stützplatten der Gelenkköpfe vorhanden und durch einen Callus miteinander verbunden . . . . Gattung *Macandrevia* King
(17b) Stützplatten der Gelenkköpfe vorhanden, aber nicht durch einen Callus miteinander verbunden;
(17b 1) Stielloch submesothyrid; das mediane Septum reicht fast bis zum Umbo . . . Gattung *Frenulina* Dall

(17b 2) Stielloch submesothyrid; das mediane Septum ist auf das Zentrum des Schildes beschränkt . . . . Gattung *Diestothyris* Thomson
(17b 3) Stielloch mesothyrid . . . . Gattung *Terebratalia* Beecher
(17b 4) Stielloch permesothyrid; kräftiges, medianes Septum . . . . Gattung *Dallinella* Thomson
(17b 5) Stielloch permesothyrid; stark reduziertes, medianes Septum . . . . . Gattung *Pereudesia* Dall
(17b 6) [wegen ungenügender Beschreibung nicht ausreichend bekannt] . . . Gattung *Jolonica* Dall

(17c) Stützplatten der Gelenkköpfe in der Jugend nicht entwickelt; Kommissur intraplicat; das mediane Septum reicht bis unter die ausgehöhlten Gelenkplatten;
(17c 1) (abgeändert) ismeniforme Armschleifen . . . Gattung *Campages* Hedley
(17c 2) Entspricht der Gattung *Dallina* Beecher, weicht jedoch von dieser darin ab, daß das terebrataliforme Stadium in der Entwickelung der Armschleife nicht ausgebildet wird . . . . . Gattung *Japanithyris* Thomson
(17c 3) Dalliniforme Armschleifen . . . . Gattung *Dallina* Beecher
(17c 4) Sulcate Kommissur . . . . Gattung *Jaffaia* Thomson

(18a) Vom medianen Septum zieht ein schmales Band zu den absteigenden Armschleifen . . . . Gattung *Laqueus* Dall
(18b) Vom medianen Septum zieht kein Band zu den absteigenden Armschleifen . . . Gattung *Pictothyris* Thomson

(19a) Die Kruralbasen vereinigen sich in einer Gelenkplatte; Septum nicht gespalten; keine Gelenkmulde; Stielloch epithyrid . . . . Gattung *Bouchardia* Davidson
(19b) Die Kruralbasen sind verdickt; Septum nicht gespalten; kleine hintere Gelenkmulde; Stielloch permesothyrid;
(19b 1) Sulcate bis intraplicate Kommissur . . . Gattung *Magadina* Thomson
(19b 2) Sulcate bis intraplicate Kommissur, jedoch mit breiter Faltung . . . Gattung *Nipponithyris* Yabe & Hatai
(19b 3) Uniplicate Kommissur . . . . Gattung *Pirothyris* Thomson
(19c) Die Kruralbasen sind verdickt; das Septum ist schwach gespalten; enge und lange Gelenkmulde; Stielloch mesothyrid . . . . . Gattung *Stethothyris* Thomson
(19d) Die Kruralbasen sind stark verdickt; das Septum ist breit gespalten; einfache Gelenkmulde; Stielloch mesothyrid . . . . Gattung *Neothyris* Douvillé
(19e) Die ausgehöhlten Gelenkplatten vereinigen sich mit dem Septum;
(19e 1) Terebratelliformes Armgerüst . . . . . Gattung *Terebratella* d'Orbigny
(19e 2) Magellaniformes Armgerüst . . . . Gattung *Magellania* Bayle

(20a) Im Rückenschild ist ein medianes Septum ausgebildet . 21. *dimerellide Reihe*
(20b) Im Rückenschild ist kein medianes Septum ausgebildet . . . . 22. *rhynchonellide Reihe*

(21) Nur die eine . . . . Gattung *Cryptopora* Jeffreys

(22a)
(22a 1) Sulcate Kommissur (norelliform) . . . Gattung *Neorhynchia* Thomson
(22a 2) Uniplicate Kommissur (rhynchonelliform); unvollständiges hypothyrides Stielloch . . . . Gattung *Hemithyris* d'Orbigny
(22a 3) Uniplicate Kommissur; vollständiges Stielloch, Zusammenstoßen der Deltidial-Platten . . . . . . Gattung *Neohemithyris* Yabe & Hatai
(22a 4) Uniplicate Kommissur; meist vollständiges, hypothyrides Stielloch . . . Gattung *Tegulorhynchia* Chapman & Crespin
(22a 5) Uniplicate Kommissur; röhrenförmiges, hypothyrides Stielloch . . . . . Gattung *Basiliola* Dall
(22a 6) Uniplicate Kommissur; kleines, submesothyrides Stielloch . . . . Gattung *Ätheia* Thomson

(22b)
(22b 1) Rektimarginate bis ligate Kommissur mit inneren Gelenkplatten . . . Gattung *Frieleia* Dall
(22b 2) Rektimarginate bis ligate Kommissur ohne innere Gelenkplatten . . . Gattung *Hispanirhynchia* Thomson
(22b 3) Uniplicate Kommissur . . . . Gattung *Compsothyris* Jackson

1. Familie: ***Lingulidae.*** — Die äußere Gestalt ist durch 2 flache Schilde und einen Stiel charakterisiert. Der Vorderleib enthält Hohlräume, die mit Zölom-Epithel ausgekleidet sind. Der Mittelleib umschließt einen zentralen Hohlraum, der mit dem Armkanal jedes Armes in Verbindung steht, und der ferner in jeden Arm noch eine in sich geschlossene Nebenhöhle entsandt hat. Jeder Arm ist in seinem freien Teile zu einer Spirale aufgewunden. Er wird durch keine Skelettstützen gestärkt, sondern von einem kräftigen Musculus brachialis durchzogen. Die Tentakel sind wechselseitig gegeneinander verstellt. Der Hinterleib umschließt eine zentrale Höhle, die in den Stiel eine Stielhöhle und in den Kragen 2 dorsale und 2 ventrale Kragenhöhlen abgibt. Die zentrale Höhle ist völlig von den Magen-Drüsen, Muskeln und Geschlechts-Organen erfüllt. Der Darmkanal ist durch (2 oder 5) Magen-Drüsen, eine deutliche Trennung in Dünn- und End-Darm und schließlich durch einen After, der an der vorderen rechten Leibeswand ausmündet, charakterisiert. Der Darm ist lang und gebogen, er mündet an der rechten Seite des Körpers. Die Exkretions-Organe bestehen aus einem Trichter, der von dem Ileoparietalbande offen gehalten wird und einem langen Ausführgang, der sich an der vorderen Leibeswand öffnet. Es ist nur ein Paar dieser zusammengesetzten Exkretions-Organe vorhanden. Die Muskulatur ist vollständig und wird noch durch den Musculus brachialis und den Musculus cutaneus ergänzt; der Musculus longitudinalis dorsa lis ist nur in der linguliden Reihe ausgebildet. Die einzelnen Bündel bestehen in ihrer ganzen Länge aus kontraktilen Fibrillen; in ihrer Mitte ist eine quere Platte aus Stützsubstanz eingelagert. Das Nerven-System unterscheidet sich nicht von dem der übrigen Familie. Das Blutgefäß-System ist geschlossen und besitzt eine einheitliche Herzblase. Die Geschlechter sind getrennt. Die Gameten entstehen an den Ileoparietalbändern. Die Schilde bestehen aus Chitin; sie enthalten aber außerdem geringe Mengen phosphorsaurer Kalke. Sie werden von Kragen-Papillen durchsetzt. Beide Schilde sind unabhängig voneinander. Der Stiel ist von Muskeln erfüllt.

Die Larve ist freischwimmend.

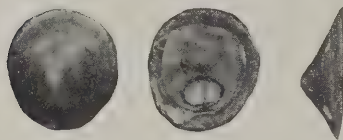
(a) Lingulide Reihe. — Die äußere Gestalt ist durch 2 längliche, flache und gleichgeformte Schilde und einen langen Stiel charakterisiert. Die Arme sind zu 6 bis 7 freien Windungen aufgewunden. Der Darm ist sehr lang und liegt in großen Schleifen. Von dem Schema der für die Brachiopoda charakteristischen Muskulatur ist nur der rechte Musculus transversus posterior nicht ausgebildet. Der Musculis longitudinalis dorsalis sinistra ist in eine pars anterior und eine pars posterior gespalten, die sich mit dem Musculus longitudinalis dorsalis dextra kreuzen und zwischen sich nehmen. Die Schilde bestehen aus Chitin, dessen Schichten mit dünnen Lagen von phosphorsaurem Kalk abwechseln. Die Schichten werden von dünnen Kragenpapillen durchsetzt. Der Stiel ist lang und mit randständiger Muskulatur ausgekleidet.

Gattung: *Lingula* Bruguière 1797 (Syn. *Ligula* Cuvier 1798, *Pharetra* Bolten 1798). — Die Schilde sind etwa gleich groß, spatelförmig, schwach gewölbt, glatt und größtenteils dünn; nur die mittleren und hinteren Teile, die den eigentlichen Weichkörper bedecken, sind dicker. Im Bauchschild ist der Ansatz der Musculi cutanei anteriores verstärkt und bildet einen »erker«-artigen Vorsprung des Schildes. Die Ansatzflächen der anderen Muskeln sind als flache Stellen markiert. Die Innenseiten beider Schilder sind sonst kaum skulpturiert. Am Hinterende sind die Schilde schwach ausgebogen, um den kräftigen Stiel durchtreten zu lassen; diese Grube ist im Bauchschild etwas mehr ausgeprägt als im Rückenschild. Die Farbe der Schilde ist grün bis kupferbraun oder rot. Die Arme sind fleischig und werden weder von Kalkgerüsten nach von Spicula gestützt; sie sind zu etwa 6 bis 7 Windungen spiralig aufgewunden. — Die Gattung *Lingula* Bruguière ist seit dem Unter-Silur bekannt und hat seitdem kaum die Form geändert. Etwa 11 Arten sind vorwiegend im westlichen Pazifischen Ozean verbreitet (Japanisches Meer, Sunda-Meer, Ost-Australischer Strom, Fidschi-, Samoa-Inseln, Hawaii). Die Fundortsangaben von der westafrikanischen Küste (»*Lingula parva* Smith«), sowie die Larven-Funde aus dem Indischen Ozean und dem Roten Meer bedürfen der Bestätigung; allerdings ist eine typische Larve von *Lingula* Bruguière oder *Glottidia* Dall von der Deutschen Tiefsee-Expedition an der westafrikanischen Küste im Gebiet des Guinea-Stromes in 1200 Meter Tiefe gefischt worden. Hiermit ist zum ersten Male der eindeutige Nachweis erbracht worden, daß Vertreter dieser Gattungen in dieser Gegend vorkommen müssen. Ob es sich um die Larve der umstrittenen *Lingula parva* Smith handelt, kann natürlich noch nicht entschieden werden. — Alle Arten leben ausschließlich im Bereich vom Niedrigwasser bis zu etwa 30 Meter Tiefe. — Genotyp: *Patella unguis* Linnaeus (Figur 152).

Gattung: *Glottidia* Dall 1870. — Die Schilde sind spatelförmig, schwach gewölbt, glatt und größtenteils dünn; nur die mittleren und hinteren Teile, die den eigentlichen Weichkörper bedecken, sind dicker. Auf der Innenseite des Bauchschildes entspringen 2 Leisten am hinteren Rande und ziehen — schwach divergierend — durch das hintere Drittel des Schildes. Auf der Innenseite des Rückenschildes verläuft nur eine derartige Leiste in der Medianebene nach vorn; sie erreicht die gleiche Länge wie die Leisten des Bauchschildes. Es sind nur die Ansatzflächen der Musculi transversi anteriores und posterior scharf markiert. Die Arme sind fleischig und werden weder von Kalkgerüsten noch von Spicula gestützt; sie sind zu etwa 6 bis 7 Windungen spiralig aufgewunden. — Die Gattung *Glottidia* Dall ist fossil nicht genannt, doch besteht die Möglichkeit, daß einige der fossilen *Lingula-Arten* zur Gattung *Glottidia* Dall gehören. Die 5 rezenten Arten leben zu beiden Seiten Amerikas (Kalifornischer Strom [südlicher Teil], Pazifischer Nord- und Süd-Äquatorialer Strom, Pazifischer Äquatorialer Gegenstrom, Antillen- und Golf-Strom [amerikanische Küste]). Die eine Art *Glottidia audebarti* Broderip soll nicht nur an den Küsten Guayaquils und West-Mexikos vorkommen, sondern auch an der Küste von Florida gefunden worden sein. Alle Arten leben ausschließlich im Bereich vom Niedrigwasser bis zu etwa 30 Meter Tiefe. — Genotype: *Lingula albida* Hinds (Figur 223).

(b) Discinide Reihe. — Die äußere Gestalt ist durch 2 runde, flache Schilde charakterisiert; der ventrale Schild ist vom Hinterrande her schlitzförmig eingekerbt und läßt einen kurzen, breiten Stiel durchtreten. Jeder Arm ist zunächst zu einem Radius ausgezogen, der in seiner Gesamtheit von dem Armkanal unterhöhlt ist, und erst im Anschluß an diesen Radius wird der Arm zur freien Spirale. Der Darm ist U-förmig gebogen. Von dem Schema der für die Brachiopoda charakteristischen Muskulatur sind beide Musculi longitudinales dorsalis nicht ausgebildet. Die Schilde bestehen aus Chitin, dessen einzelne Lagen phosphorsauren Kalk enthalten. Die Schichten werden von dicken Kragenpapillen durchsetzt, die zur Oberfläche hin miteinander verschmelzen können. Das Protegulum liegt subzentral in beiden Schilden; der Schlitz (Delthyrium) im ventralen Schilde wird hinten durch die Schalenränder und vorn durch ein Listrium eingeengt. Der Stiel ist kurz und von Muskelbündeln erfüllt.

Gattung: *Pelagodiscus* Dall 1908. — Die Schilde sind flach, annähernd rund und konzentrisch gebaut. Der dorsale Kragenrand ist mit vielen, langen und engstehenden Borsten besetzt; die Borsten des ventralen Kragenrandes sind kurz. Die Arme bilden jederseits nur kurze Schleifen und sind nicht spiralig aufgewunden. Nach Schucherts Ansicht (1911) soll diese Gattung bereits vor dem mittleren Mesozoikum existiert haben. Es ist nur eine rezente Art bekannt, die als einzige Form unter allen Brachiopoda kosmopolitisch verbreitet ist. Sie lebt meistens zwischen 2000 und 5000 Metern Tiefe, wurde aber auch schon in 400 Meter gefunden. — Genotyp: *Discina atlantica* King (Figur 228).

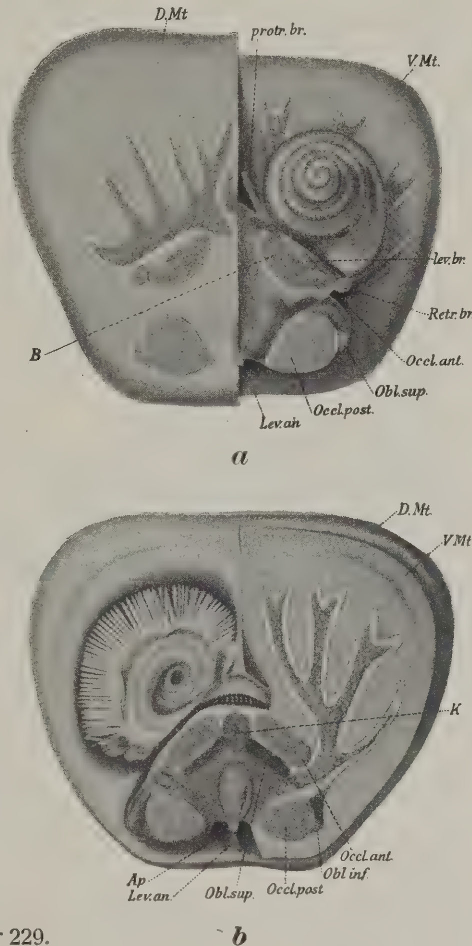


Figur 228. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Lingulidae). — *Pelagodiscus atlanticus* King. Fundort: Golf von Guinea aus 2490 Metern Tiefe. Länge 0,6 Zentimeter. (Original)

Gattung: *Discinisca* Dall 1871. — Der Rückenschild ist konisch gewölbt, der Bauchschild abgeflacht. Das Protegulum liegt exzentrisch zum hinteren Schildrande verschoben. Auf der Innenfläche des Bauchschildes erhebt sich ein kurzes, zentrales Medianseptum. An dieses Septum schließt sich nach hinten der Schlitz für den Stiel an. Durch das Vorwachsen des Schildrandes wird der Schlitz hinter dem Stiel wieder geschlossen. Die Arme sind lang und spiralig aufgewunden. Vertreter dieser Gattung sind seit der Kreide bekannt. Von den 8 rezenten Arten kommen 5 hauptsächlich in 10 bis 50 Metern Tiefe an beiden Küsten Amerikas (Kalifornischer Strom [südlicher Teil] bis zum Humboldt-Strom und vom Brasil-Strom bis zum Antillen-Strom), die anderen 3 an der Westküste des Pazifischen Ozeans (vom Japanischen Meer bis zum Sunda-Meer) und bei Ceylon vor. — Genotyp: *Orbicula lamellosa* Broderip (Figur 153).

Gattung: *Discina* Lamarck 1819. — Die Schilde sind dick und konisch gewölbt. Der Schlitz für den Stiel ist bis auf eine kleine, schräge Öffnung des Bauchschildes, die in der Nähe des Protegulums liegt, durch die seitlich vorgewachsenen Schildränder geschlossen. Von der Innenfläche des Bauchschildes erhebt sich ein flaches, medianes Septum, das das Stielloch fast verdeckt. 2 rezente Arten (an der Westküste Afrikas und in der Davis-See der Westwind-Trift in 450 Metern Tiefe). — Genotyp: *Crania striata* Schumacher (= *Discina ostreoides* Lamarck).

2. Familie: ***Craniidae.*** — Die äußere Gestalt ist durch 2 runde, flache Schilde bestimmt, von denen der ventrale auf dem Substrat festgewachsen ist. Der Vorderleib ist parenchymatös. Der Mittelleib enthält einen zentralen Hohlraum, der mit dem Armkanal und mit der Nebenhöhle jedes Armes in Verbindung steht. Jeder Arm ist in seinem Anfang noch mit der vorderen Leibeswand verbunden, dann aber zu einer Spirale aufgerollt; er wird durch keine Skelettstützen gestützt, sondern von einem kräftigen Musculus brachialis durchzogen. Die Tentakel sind abwechselnd gegenseitig verstellt. Der Hinterleib umschließt eine zentrale Höhle, die in den Kragen je 2 dorsale



Figur 229.

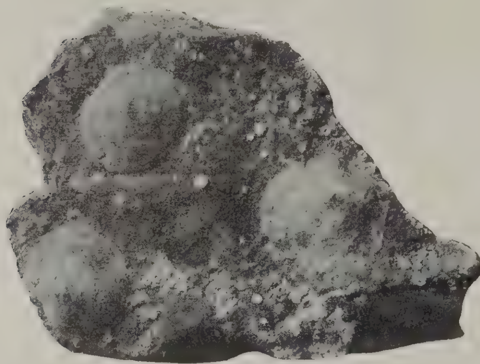
Figur 229. Vermes oligomera: Brachiopoda. — *Crania anomala* Müller: Habitusbild. ***a*** Von der Rückenseite. Die Schilde sind entfernt. Die rechte Hälfte des dorsalen Kragens ist abgeschnitten. Die Tentakel sind eingerollt. »Die Borste *B* ist von der Rückenhöhle aus zwischen den Okklusoren der linken Seite hindurch in die seitliche Mantelhöhle und dann zwischen dem dorsalen und ventralen Mantelrand nach außen geführt. Rechts ist der Mantel rings um die Muskelansätze abgetrennt, so daß die Rückenwand des eigentlichen Körpers (Eingeweidesacks) bloßliegt.« (*D.Mt.*) dorsaler Kragen; (*protr.br.*) »Musculus protractor brachii«; (*lev.br.*) »Musculus levator brachii«; (*Retr.br.*) »Musculus retractor brachii«; (*Occl.ant.*) Musculus transversus anterior; (*Occl.post.*) Musculus transversus posterior; (*Obl. sub.*) Musculus longitudinalis ventralis; (*Lev.an.*) Musculus mesenterialis dorsalis. — ***b*** Von der Bauchseite. Die Schilde sind entfernt. Die rechte Hälfte des ventralen Kragens ist abgeschnitten. Von der linken Hälfte ist der Teil in der Nähe des Mundes etwas fortgeschnitten. Die Tentakel des sichtbaren Armes sind ausgestreckt, in der Nähe des Mundes sind sie abgeschnitten, da sie sonst die Mund-Öffnung verdecken würden. (*D.Mt.*) dorsaler Kragen; (*V.Mt.*) ventraler Kragen; (*K*) Ansatzpunkt des Musculus transversus anterior pars anterior (*Occl.ant.*) und des Musculus longitudinalis ventralis (*Obl.sup.*); (*Occl. post.*) Musculus transversus posterior; (*Obl.inf.*) Musculus cutaneus; (*Lev.an.*) Levator ani; (*Ap.*) After-Papille, die die Analkammer der Leibeshöhle enthält. Vergrößerung 4-fach.
(Nach Blochmann 1892)

und ventrale Kragenhöhlen abgibt. Die Craniidae unterscheiden sich dadurch *von allen anderen Familien*, daß ihr dorsaler Kragenlappen weitestgehend vom übrigen Eingeweidesack getrennt ist (Figur 229). Zwischen beiden Organen breitet sich ein großer Zwischenraum aus, in den das Meerwasser eindringt, und nur an den Ansatzstellen der Muskeln und an den Verbindungsstellen der Kragenhöhlen mit der zentralen Höhle hängen Eingeweidesack und dorsaler Kragenlappen miteinander zusammen. Die zentrale Höhle ist völlig von den Magen-Drüsen, Muskeln und einem Teil der Geschlechts-Organe erfüllt. Der Darm ist durch 2 Magen-Drüsen, 1 Windung (von 360°) im Dünndarm, durch das Auseinanderweichen der Mesenterien um den Enddarm (Analkammer) und durch einen After, der an der hinteren Leibeswand ausmündet, charakterisiert. Die Exkretions-Organe bestehen aus einem Trichter, der von dem Ileoparietalbande offengehalten wird, und einem langen Ausführgang, der sich an der vorderen Leibeswand öffnet. Es ist 1 Paar dieser zusammengesetzten Exkretions-Organe vorhanden. Die Muskulatur enthält nicht alle Muskelbündel des Grundtyps, da beide Musculi longitudinales dorsalis nicht ausgebildet sind; außer dem Musculus cutaneus und dem

Musculus brachialis sind noch die Musculi mesenteriales dorsalis und medius entwickelt. Die einzelnen Bündel bestehen in ihrer ganzen Länge aus kontraktilen Fibrillen; in ihrer Mitte ist eine quere Platte aus Stützsubstanz eingeschaltet. Das Nerven-System unterscheidet sich nicht von dem *der übrigen Familien.* Das Blutgefäß-System besitzt mehrere kleine kontraktile Bläschen, die zusammen als Herz wirken. Die Geschlechter sind getrennt. Die Gameten entstehen in den Ileoparietalbändern und in den Kragenhöhlen. Die Schilde bestehen aus kohlensaurem Kalk, der in Lamellen abgelagert ist und an der Oberfläche von einer dicken Kutikula geschützt ist. Die Schichten werden von Kragenporen durchsetzt, die sich nach außen hin stark verzweigen und mit feinen Ausläufern blind unter der Kutikula enden. Die Schilde sind unabhängig voneinander. Das Protegulum liegt subzentral in beiden Schilden. Die innere Seite des ventralen Schildes besitzt zwischen den beiden Ansatzstellen des Musculus transversus anterior ein kurzes Medianseptum (Rostellum). Ein Stiel ist nicht ausgebildet und daher auch keine Stielöffnung im Bauchschilde. Das Tier wächst mit einem Teil des ventralen Schildes auf seinem Substrat fest.

Die Larve ist unbekannt.

Gattung: *Crania* Retzius 1781. — Der Rückenschild ist stärker gewölbt als der Bauchschild, der bei den verschiedenen Arten mit größerer oder kleinerer Fläche auf dem Substrat festgewachsen ist. Die Randlinie ist rund bis rechteckig. Das Protegulum ist exzentrisch nach dem hinteren Rande hin verschoben. Die Ansatzflächen aller Musculi transversi liegen dicht beieinander und sind — wie die Ansatzflächen der übrigen Muskeln — grubenartig in die Innenflächen der Schilde eingesenkt. Die Kragenhöhlen hinterlassen vertiefte Abdrücke in den Schilden. Die Arme sind zu 5 bis 8 Windungen spiralig aufgewunden. — Die etwa 12 rezenten Arten kommen vor im Antillen-Strom, Ost-Grönland-Strom, Golf-Strom [europäische Küste], Mittelmeer, Kanaren-Strom, Magalhaens-Strom, Kalifornischen Strom [südlicher Teil], Sunda-Meer, Ost-Australischen Strom, bei Neuseeland und Hawaii; sie leben zwischen 40 bis 500 Metern Tiefe. — Genotyp: *Crania brattenburgensis* Retzius = *Anomia craniolaris* Linnaeus (Figur 230).



Figur 230. Vermes oligomera: Brachiopoda (Craniidae). — *Crania anomala* Müller: *3 Tiere auf einem Steine.* Der Bauchschild liegt dem Steine fest an und wird häufig nur als dünnes Plättchen ausgebildet. Der Rückenschild ist dick und gewölbt. Fundort: Oban in Schottland. Länge von vorn nach hinten 1,46 Zentimeter. (Blochmann phot.)

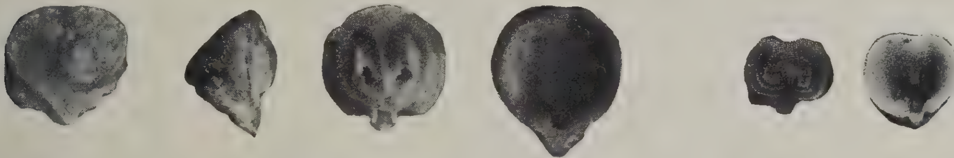
Gattung: *Craniscus* Dall 1871. — Die Schilde gleichen denen der Gattung *Crania* Retzius. Die Ansatzflächen der Musculi transversi anteriores in dem Rückenschild liegen auf Leisten, die mit einem kurzen, medianen Septum zusammen den Raum des Rückenschildes in 3 Teile gliedern. Die einzige rezente Art lebt im Japanischen Meer und Sunda-Meer in 75 bis 900 Metern Tiefe. — Genotyp: *Crania tripartita* Münster.

3. Familie: ***Thecideidae.*** — Die äußere Gestalt ist durch 2 flache, runde bis lang-rundliche Schilde bestimmt, von denen der ventrale Schild auf dem Substrat festgewachsen ist. Der Weichkörper ist nur ungenügend bekannt; daher ist die Definition bisher noch lückenhaft. Die Leibeshöhlen der Körperabschnitte sind unbekannt. Die Arme sind in ihrem Verlauf völlig mit der inneren Fläche des dorsalen Kragens verwachsen und sind schleifenförmig oder jederseits zu 2 Radien ausgezogen; sie werden von Kalkspangen begleitet, die sich von der inneren Seite des Rückenschildes erheben. Die Tentakel scheinen in einer Reihe nebeneinander zu stehen. Der Darmkanal ist kaum gegliedert; er ist durch 1 Paar fingerförmige Magen-Drüsen, seinen geraden Verlauf und seinen blind geschlossenen Enddarm charakterisiert. Die Exkretions-Organe bestehen aus einem kurzen Trichter, der von dem Ileoparietalbande (?) offengehalten wird und einen kurzen Ausführgang, der sich an der vorderen Leibeswand öffnet. Es ist 1 Paar dieser zusammengesetzten Exkretions-Organe vorhanden. Die Muskulatur besteht nur aus 3 Paaren von Muskelbündeln: dem Musculus transversus posterior und den beiden Musculi longitudinales dorsalis und ventralis. Die einzelnen Bündel bestehen in ihrer ganzen Länge aus kontraktilen Fibrillen. Das Nerven-System und das

Blutgefäß-System sind nicht bekannt. Die Geschlechter sind getrennt; die Gameten entstehen am Ileoparietalbande (?). Die Schilde bestehen aus kohlensaurem Kalk; die Struktur der Schilde ist nicht bekannt; sie sollen »von Kanälchen durchzogen« sein (eine Bestätigung dieser Angabe fehlt). Die Schilde stehen durch ein Gelenk in in einer festen Beziehung zueinander: Jederseits von der Medianen befindet sich ein Gelenkkopf in dem ventralen Schilde, dem eine Gleitfläche im dorsalen Schild entspricht. Der Bauchschild trägt eine hohe Area. Ein Stiel wird *bei dem ausgewachsenen Tier* nicht ausgebildet; es befestigt sich mit dem ventralen Schild auf dem Substrat.

Die Larve heftet sich an die beiden ältesten Tentakel, die zu Organen der Brutpflege umgebildet sind und hängen in eine unpaarige Bruttasche, die durch Einstülpung der ventralen Leibeswand gebildet wird.

Gattung: *Thecidellina* Thomson 1915. — Die Area im Bauchschild trägt kein Deltidium. Die Arme bilden jederseits eine einfache Schleife und sind in den Rückenschild eingesenkt. Die 3 rezenten Arten leben im Antillen-Strom, in der Torres-Straße und an einigen Stellen des Archipels (Neue Hebriden und Christmas-Insel) in 5 bis 300 Metern Tiefe. — Genotyp: *Thecidium barretti* Davidson (Figur 231).



Figur 231. Figur 232.

Figur 231. Vermes oligomera: Brachiopoda (Thecideidae). — *Thecidellina blochmanni* Dall. Fundort: Christmas-Inseln aus 120 Metern Tiefe. Länge 0,5 Zentimeter; Breite 0,43 Zentimeter; Dicke 0,3 Zentimeter. (Original)

Figur 232. Vermes oligomera: Brachiopoda (Thecideidae). — *Lacazella mediterranea* Risso. Fundort: Mittelmeer. Länge 0,51 Zentimeter; Breite 4,8 Zentimeter. (Original)

Gattung: *Lacazella* Munier-Chalmas 1880. — Die Area im Bauchschild trägt ein flaches, 3-eckiges Deltidium. Die Arme sind jederseits zu 2 Radien ausgezogen und sind in den Rückenschild eingesenkt; sie werden von Kalkspangen getragen, die sich vom Rückenschild leistenförmig erheben. Die 2 rezenten Arten leben im Mittelmeer und im Antillen-Strom, außerdem im Indischen Südlichen Äquatorialen Strom (afrikanische Küste) in 50 bis 500 Metern Tiefe. — Genotyp: *Thecidea mediterranea* Risso (Figur 232).

4. Familie: ***Terebratulidae.*** — Die äußere Gestalt ist durch 2 gewölbte Schilde bestimmt, deren Form rund (in der Längs- oder Quer-Achse), elliptisch oder von diesem Schema etwas abweichend sein kann. Der Bauchschild ist meistens größer als der Rückenschild und biegt sich mit einem gekrümmten »Schnabel« über diesen. Durch den Schnabel tritt bei den meisten Arten ein kurzer Stiel aus. Der Vorderleib ist parenchymatös. Der Mittelleib enthält einen zentralen Hohlraum, der mit dem Armkanal in Verbindung steht, und der ferner *bei den komplizierten Gattungen* in jeden Arm noch eine in sich geschlossene Nebenhöhle entsendet. Jeder Arm besteht bei den einfachen Gattungen aus einer halbkreisförmigen Scheibe, *bei den komplizierten* ist jeder Arm zunächst in einen Radius ausgezogen und erst dann windet er sich zu einer Spirale auf, die jedoch in ihrem ganzen Verlauf mit dem Spiralteile des anderen Armes durch eine dünne Bindehaut verbunden ist. Skelettstützen. Die Tentakel scheinen *bei den einfachen Gattungen* in einer Reihe zu stehen, *bei den komplizierten* sind sie abwechselnd gegeneinander verstellt. Der Hinterleib umschließt eine zentrale Höhle, die in den Kragen je 2 Paar dorsale und ventrale Kragenhöhlen abgibt; die zentrale Höhle wird nur vom Darmkanal, den kleinen Magen-Drüsen und den Sehnen der Muskeln teilweise erfüllt und unterscheidet sich dadurch von *den Lingulidae* und *Craniidae*, bei denen diese zentrale Höhle völlig mit Organen erfüllt ist. Der Darmkanal ist durch seinen nur schwach nach ventral gebogenen Verlauf, 2 Magen-Drüsen und seinen blindgeschlossenen Enddarm charakterisiert. Die Exkretions-Organe bestehen aus einem Trichter, der von dem Ileoparietalbande offengehalten wird und einem gebogenen Ausführgang, der sich an der vorderen Leibeswand öffnet. Es ist 1 Paar dieser zusammengesetzten Exkretions-Organe vorhanden. Die Muskulatur entspricht völlig dem für die Brachiopoda typischen Schema; es sind jedoch die Musculi

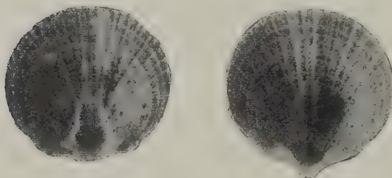
mesenteriales, der Musculus brachialis und Musculus cutaneaus nicht ausgebildet. Die einzelnen Bündel bestehen meistens an beiden Enden (einige allerdings nur am Ursprung) aus kontraktilen Fibrillen, während der übrige Teil des Muskels zu Sehnen umgewandelt ist. Das Nerven-System unterscheidet sich nicht von dem der übrigen Familien. Das Blutgefäß ist geschlossen und hat eine einheitliche Herzblase. Die Geschlechter sind getrennt, mit Ausnahme der hermaphroditischen Gattung *Argyrotheca* Dall. Die Gameten entstehen an den Wänden der Kragenhöhlen. Die Schilde bestehen aus kohlensaurem Kalk. Sie sind aus 3 Lagen aufgebaut: Kutikula, Lamellenschicht und Prismenschicht. Die Schichten werden von den Kragenporen durchsetzt, die sich oft nach außen hin verzweigen und mit kolbenförmigen Anschwellungen blind unter der Kutikula enden. Die Schilder stehen durch ein Gelenk in einer festen Beziehung zueinander. *Bei den einfachen Gattungen* befindet sich jederseits von der Medianen ein Gelenkkopf in dem ventralen Schilde, dem eine Gleitfläche im dorsalen Schilde entspricht; *bei den komplizierten Gattungen* wird diese Form des Gelenkes durch hinzutretende Platten und Fortsätze abgeändert. Der Stielschlitz im ventralen Schilde kann in verschiedener Weise und in verschiedenem Grade durch Platten geschlossen werden. Der Stiel ist eine Wucherung des Stützgewebes der hinteren Leibeswand; er ist mit seinem distalen Teile in eine Stieltasche des Körpers eingezogen und wird durch die Längsmuskel-Bündel bewegt. *Einige Gattungen* wachsen mit dem Bauchschild auf dem Substrat fest und bilden darum keinen Stiel aus. Bei den übrigen Formen wird der Stiel völlig von Stützsubstanz ausgefüllt.

Die Larve ist bisher erst *von wenigen Arten* bekannt. Die Larven *der einen* sind freischwimmend, die *der anderen* (*Argyrotheca* Dall) durch Brutpflege in paarigen Taschen des mütterlichen Körpers geschützt.

(a) Terebratulide Reihe. — Bis zum schizolophen Stadium der Arme sind die Tentakel auswärts gerichtet. Die mediane Einziehung der Armscheibe ist nicht von einem medianen Septum begleitet. Die Armgerüste entwickeln sich direkt an den Cardinalia.

(a_1) Unterreihe: *Cancellothyrinae* Thomson. — Terebratulide Brachiopoda ohne Stützplatten der Gelenkköpfe. Die Musculi longitudinales dorsalis sind direkt an der Innenfläche des Rückenschildes — und nicht an den Platten am Rande der Gelenkpfannen — angeheftet. Megathyride bis terebratulide Gelenkachse; plectolophe Arme in den höheren Arten; kurze und einfache Armgerüste in den Gattungen mit niederen Armformen; terebratuline Armgerüste in den Gattungen mit plectolophen Armen. In Kragen, Körperwand und Arme sind Spicula eingelagert. Die Oberfläche der Schilde ist mit kurzen Dornen besetzt. Die Poren verzweigen sich zur äußeren Fläche hin.

Gattung: *Chlidonophora* Dall 1903. — Kleine, breit-ovale Schilde mit gerader Gelenkachse. Rektimarginate bis uniplicate Kommissur; apicates Rostrum; hypothyrides Stielloch; diskrete Deltidialplatten. Gelenkköpfe ohne Stützplatten. Die Cardinalia reichen über den dorsalen Umbo hinaus. Kurze und einfache Armgerüste, die aus 2 Crura bestehen und sich gegeneinander neigen. Hieran setzen sich Kruralfortsätze, die sich zu einem schräg nach ventral gerichteten Halbkreis vereinigen, jedoch ohne quere Verbindung. Die Arme sind wahrscheinlich schizoloph. Die Spicula ähneln denen der Gattung *Terebratulina* d'Orbigny. Die Stiele sind verschieden lang und mit langen Haftfäden besetzt (Figur 169). Kragenborsten von halber Schildbreite. Die 2 rezenten Arten leben im Antillen-Strom und im Passat-Gebiet des Indischen Ozeans in (500) 2000 bis 3500 Metern Tiefe. — Genotyp: *Megerlia* (?) *incerta* Davidson (Figur 169 und 233).

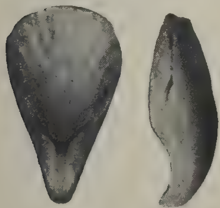


Figur 233. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Chlidonophora chuni* Blochmann). Fundort: südlich der Duadiven (Maladiven), Tiefe 2253 Meter. Länge 0,61 Zentimeter; Breite 0,58 Zentimeter. (Original)

Gattung: *Agulhasia* King 1871. — Sehr kleine Schilde. Der Schnabel ist zu einem großen, hohlen und dorsalwärts gekrümmten Haken von fast halber Schildlänge ausgezogen. Kleines und hypothyrides Stielloch. Das spitz 3-eckige Delthyrium ist teilweise durch 2 seitliche Deltidialplatten und nach hinten durch einen langen Stielhals geschlossen, der fast bis zum dorsalen Umbo reicht, so daß nur ein schmaler, geöffneter Raum für das Stielloch bleibt. Die Gelenkköpfe des Bauchschildes haben verdickte Basen, in denen Ausbuchtungen für die Leisten am Rande der Gelenkpfannen des Rückenschildes aus-

gespart sind. Die Cardinalia sind stark und werden durch ein kurzes, kräftiges, medianes Septum gestützt. Der Kardinalfortsatz ist 2-höckerig. Kurze Armgerüste, zusammenneigende Crura und Kruralfortsätze; die absteigenden Äste sind sehr kurz und stark gebogen. Muskulatur und Arme sind unbekannt. Die einzige Art ist auf der Agulhas-Bank zwischen 80 und 100 Metern Tiefe gefunden worden. — Genotyp: *Agulhasia davidsoni* King (Figur 234).

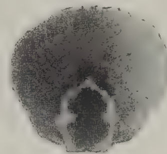
Gattung: *Eucalathis* Fischer & Oehlert 1890. — Kleine, beinahe 3-eckige Schilde mit submegathyrider Gelenkachse; granulierter Oberfläche; kurzem Schnabel; ziemlich großem und submesothyridem Stielloch; kleinen und diskreten Deltidialplatten. Stielhals vorhanden. Starke Gelenkköpfe ohne Stützplatten oder verdickten Basen. Die starken Leisten am Rande der Gelenkpfannen sind gesondert und ragen hinter den Schildrand hervor; sie verschmelzen mit den Basen der Crura. Keine Platten am Rande der Gelenkpfannen; kleine und querstehende Kardinalfortsätze; kurze und zusammenneigende Crura und Armgerüste; große und sich nähernde Kruralfortsätze; stark gebogene absteigende Äste, die in eine quere Verbindung übergehen und in der Medianen ein scharf nach dorsal gebogenes Feld entwickeln. Die Musculi longitudinales dorsales sind an der Innenfläche des Schildes angeheftet. Kurze, breite und schizolophe Arme mit zentripetalen Tentakeln. Die 3 rezenten Arten leben an der Ostküste des Atlantischen Ozeans (am Austritt des Mittelmeeres) und im Gebiet des Kanaren-Stromes, außerdem zwischen den Fidschi- und Kermadec-Inseln zwischen 600 und 2700 Metern Tiefe. — Genotyp: *Terebratulina* (?) *murrayi* Davidson (Figur 235).



Figur 234.

Figur 234. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — *Agulhasia davidsoni* King. Fundort: Agulhas-Bank. Länge 0,32 Zentimeter; Breite 0,22 Zentimeter; Dicke 0,12 Zentimeter. (Original)

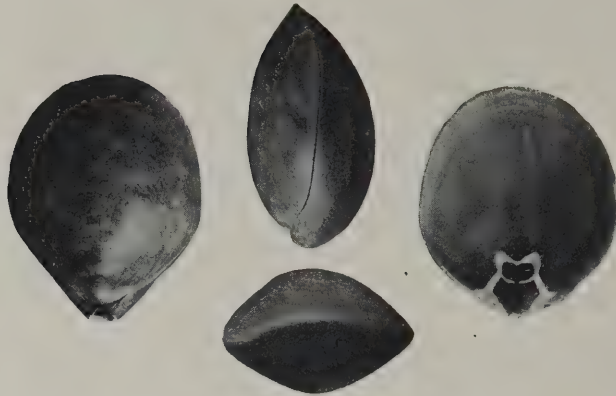
Figur 235. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — *Eucalathis ergastica* Fischer & Oehlert: *Rückenschild*. Von innen. Fundort: Westspitze Afrikas. Länge des Bauchschildes 0,59 Zentimeter, Breite 0,54 Zentimeter. (Original)



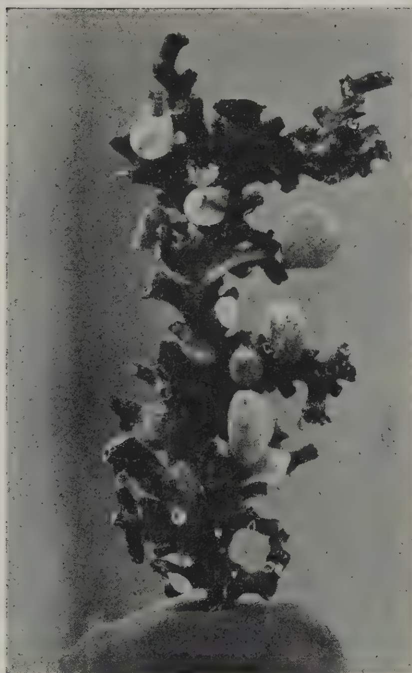
Figur 235.

Gattung: *Murravia* Thomson 1916. — Kleine, ovale Schilde mit breiter Gelenkachse und sulkater Kommissur; hypothyrides Stielloch; stumpfer Schnabel; diskrete Deltidialplatten; starke Cardinalia und Leisten am Rande der Gelenkpfannen; hohe und engstehende Kardinalfortsätze; kurze und terebratulide Armgerüste. Der innere Rand der Schilde ist stark gekörnt. Deutlich ausgeprägte Muskeleindrücke. Die einzige rezente Art ist südlich von Australien am Kap Jaffa zwischen 75 und 275 Metern Tiefe gefunden worden. — Genotyp: *Terebratulina davidsoni* Etheridge = *Terebratulina catinuliformis* Tate.

Gattung: *Terebratulina* d'Orbigny 1847. — Ovale Schilde; schwach gebogene Kardinalfortsätze; rektimarginate, uniplicate oder sulciplicate Kommissur (auch Zwischenformen). Die Schilde sind von engstehenden, zur äußeren Fläche hin verzweigten Poren durchsetzt. Schwach nach dorsal gebeugter Schnabel; großes, fast rundes, submesothyrides, attrides Stielloch; disjunkte Deltidialplatten; starker und kurzer Stielhals; Gelenkköpfe ohne Stützplatten oder verdickte Basen. Die Leisten am Rande der Gelenkpfannen und die Basen der Crura verschmelzen miteinander und bilden vorstehende Leisten, die über den dorsalen Umbo hinausragen; nach vorn fallen sie steil zur Schildfläche ab und nach hinten vereinigen sie sich über dem Umbo und entsenden einen schmalen, querstehenden Kardinalfortsatz. Die Crura sind im Verhältnis zum ganzen Armgerüst relativ lang; die absteigenden Äste sind kurz. Das quere Band vereinigt sich mit dem entsprechenden Teile der anderen Seite zu einem ventralen Bogen. Die Kruralfortsätze vervollständigen das Armgerüst zu einem Ring, indem sie in der Medianen verschmelzen. Die Musculi longitudinales dorsalis inserieren an der Innenseite des Rückenschildes. Plectolophe Arme mit langem, radialem und kurzem, spiraligem Teile. Über den Kragenhöhlen, in Körperwand und Armen sind Spicula eingelagert. Die Gattung *Terebratulina* d'Orbigny ist mit etwa 22 rezenten Arten fast in allen Meeren in 20 bis 300 Metern Tiefe gefunden worden. — Genotyp: *Anomia caput-serpentis* Linnaeus 1767 = *Anomia retusa* Linnaeus 1758 (Figur 236 und 237).



Figur 236.



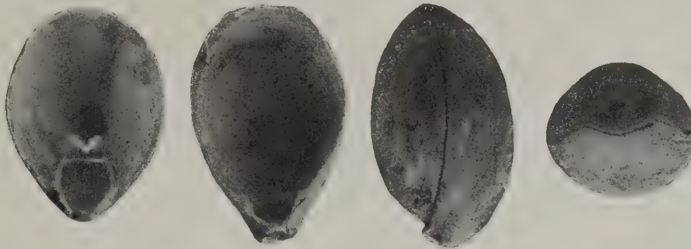
Figur 237.

Figur 236. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — *Terebratulina crossei* Davidson. Fundort: Sagami-Bucht in Japan. Länge 4,94 Zentimeter; Breite 3,92 Zentimeter; Dicke 2,56 Zentimeter. (Blochmann phot.)

Figur 237. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — *Terebratulina valdiviae* Blochmann: *mehrere Tiere an einem Korallen-Zweige.* Fundort: Nias, Sumatra, in 675 Metern Tiefe. Größe eines Tieres: Länge 1,70 Zentimeter; Breite 1,52 Zentimeter; Dicke 0,61 Zentimeter. (Blochmann phot.)

Gattung: *Surugathyris* Yabe & Hatai 1934. — Die Schilde ähneln im Umriß und in den Gelenkköpfen denen der Gattung *Terebratulina* d'Orbigny, sie unterscheiden sich von ihnen durch ihre starke Ungleichheit beider Schilder, die *bei ausgewachsenen Tieren* die Schnabelformen *junger Terebratulina-Arten* zeigen; ferner deren vordere und seitliche Kommissur geradlinig ist und die schließlich im ausgewachsenen Zustande die Oberflächen-Skulptur *junger Terebratulina-Arten* bewahren. Dieses Skulptur-Ornament besteht aus radialen Rippen, die an den Kreuzungsstellen der häufigen und deutlichen Anwachsstreifen eine leichte Knotenbildung erzeugen. Der Stielhals ist kurz und stark. Die Kragenpapillen bewirken eine feine aber nicht dichte Punktierung. Die beiden Crura des Rückenschildes sind rund und stabförmig, von 2 kleinen Verdickungen liegen jederseits eine unter jeder der beiden Crura, die andere am vorderen Rande des kurzen und niedrigen, medianen Septums. Die einzige Art lebt in japanischen Meeren in 600 Metern Tiefe. — Genotyp: *Terebratulina* (*Surugathyris*) *surugaensis* Yabe & Hatai.

Gattung: *Cancellothyris* Thomson. — Große, ovale Schilde mit uniplicater bis sulciplicater Kommissur; großes, epithyrides, labiates Stielloch; schmales, aber deutliches Symphytium, das über den dorsalen Umbo hinausragt; gut entwickelter Stielhals; Cardinalia und Armgerüst wie bei der Gattung *Terebratulina* d'Orbigny; plectolopher Arm mit sehr langem, spiraligem Teil. In Kragen, Körperwand, Armen und Tentakel sind Spicula eingelagert. Die einzige rezente Art lebt im Ost-Australischen Strom zwischen 5 und 400 Metern Tiefe. — Genotyp: *Terebratula cancellata* Koch = *Cancellothyris australis* Thomson (Figur 238).

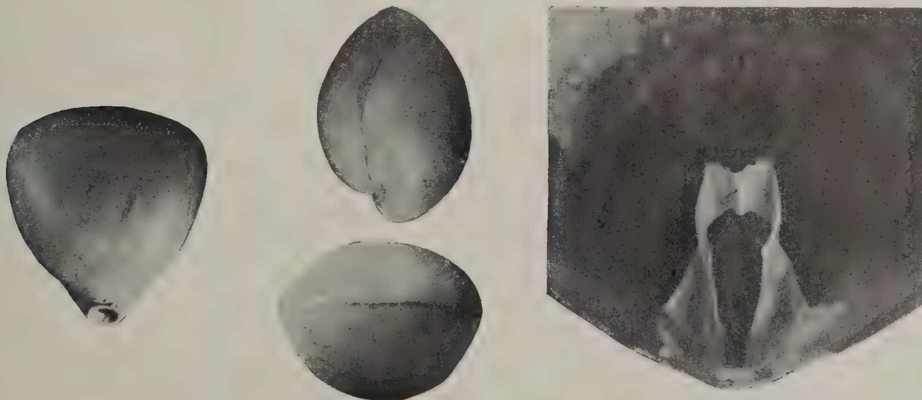


Figur 238. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Cancellothyris cancellata* Koch. Fundort: Süd-Australien. Länge 4,24 Zentimeter; Breite 2,77 Zentimeter; Dicke 2,45 Zentimeter. (Original)

(a_2) Unterreihe: *Terebratulinae* Dall 1870. — Terebratulide Brachiopoda ohne Stützplatten der Gelenkköpfe. Die Musculi longitudinales dorsalis entspringen an den Platten der äußeren Ränder der Gelenkpfannen; diese verbinden die Leisten am Rande der Gelenkpfannen mit den Kruralbasen. Geteilte Platten am inneren Rande der Gelenkpfannen können vorhanden sein. Terebratulide Gelenkachse. Bei höheren Gattungen plectolophe Arme mit terebratulinem Armgerüst, das sich direkt entwickelt. In Kragen, Körperwand und Arme sind Spicula eingelagert.

Gattung: *Abyssothyris* Thomson 1927. — Breite, dünne und glatte Schilde; sulcate Kommissur; hypothyrides Stielloch; diskrete Deltidialplatten; Cardinalia mit Platten am äußeren Rande der Gelenkpfannen; sehr kurzes, terebratulines Armgerüst, deren Crura zusammenneigen. Die plectolophen Arme erreichen etwa $^2/_3$ der Schildlänge. Die einzige rezente Art ist aus dem Gebiet des Falkland-Stromes, Humboldt-Stromes (auch Galapagos-Inseln) und Ost-Australischem Strom aus 2000 bis 5500 Metern Tiefe bekannt. — Genotyp: *Terebratula wyvilli* Davidson (= *Abyssothyris wyvillei* Thomson).

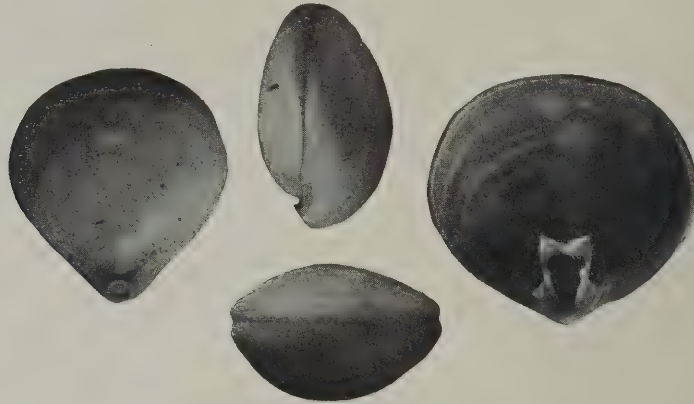
Gattung: *Gryphus* Megerle von Mühlfeldt 1811. — Ovale, dünne Schilde; uniplicate bis sulciplicate Kommissur; kurzer, rechtwinkelig abgebogener Schnabel; epithyrides, marginates bis labiates Stielloch; meist verborgenem Symphytium; gut ent-



Figur 239. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Gryphus cubensis* Pourtalès. Fundort: Porto Rico in 160 Metern Tiefe. Länge 2,80 Zentimeter; Breite 2,32 Zentimeter; Dicke 1,75 Zentimeter. (Blochmann phot.)

wickeltem Stielhals; Gelenkköpfe ohne Stützplatten oder verdickten Basen; Cardinalia mit geteilten Platten, die zwischen den Leisten am Rande der Gelenkpfannen und den Kruralbasen liegen; quere und schmale Kardinalfortsätze; kurze Armgerüste, deren absteigende Äste nicht stark divergieren. Das quere Band biegt scharf nach ventral und bildet eine breite Verbindung. Jederseits sind 4 Kragenhöhlen vorhanden, die sich am Kragenrande vereinigen; sie hinterlassen Eindrücke in den Schilden. Plectolophe Arme. In Kragen (besonders über den Kragenhöhlen), Körperwand, Armen und Tentakel sind Spicula eingelagert. Die Spicula der Arme haben keine »Zirrensockel«. Die 6 rezenten Arten sind im Mittelmeer und im östlichen Atlantischen Ozean (europäische Küste) im Antillen-Strom, Japanischen Meer und Ost-Australischen Strom zwischen 100 und 5000 Metern Tiefe vertreten. — Genotyp: *Anomia vitrea* Born (Figur 239).

Gattung: *Liothyrella* Thomson 1916. — Form, Schnabel und Oberfläche der Schilde ähneln denen der Gattung *Gryphus* Megerle von Mühlfeldt. Form der Armgerüste und Spicula unterscheiden sich von denen dieser Gattung. Die kurzen Armgerüste sind 3-eckig; die absteigenden Äste divergieren nach vorn; im scharfen Winkel setzt sich das quere Band an sie. Die Spicula der Arme sind massiv und bilden »Zirrensockel«. In den Tentakeln sind die Spicula nur spärlich vertreten. Etwa 6 rezente Arten sind von der amerikanischen Küste (aus dem Gebiet des Pazifischen Nord- und Süd-Äquatorialen Stromes und dem Pazifischen Äquatorialen Gegenstrom, aus dem Humboldt-, Magalhaens-, Falkland-, Brasil- und Antillen-Strom), aus dem Ost-Grönland-Strom, Nordsee, Mittelmeer und aus der Westwind-Trift des Indischen Ozeans bekannt und leben zwischen 10 und 1300 Metern Tiefe. — Genotyp: *Terebratula uva* Broderip (Figur 240).



Figur 240. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — *Liothyrella moseleyi* Davidson. Fundort: Westlich von den Kerguelen in 700 Metern Tiefe. Länge etwa 2 Zentimeter; Breite etwa 2 Zentimeter; Dicke etwa 1,2 Zentimeter. (Blochmann phot.)

Gattung: *Cnismatocentrum* Dall 1920. — Große und massive Schilde; uniplicate (?) Kommissur; kurzer und schwach zurückgebogener Schnabel; großes epithyrides (?), marginates (?) Stielloch; Symphytium ohne mediane Grube; kurzer und dicker Stielhals; massive Gelenkköpfe ohne Stützplatten; schmale und engstehende Leisten am Rande der Gelenkpfanne; schmaler und deutlicher Kardinalfortsatz. Die Kruralbasen sind mit der Innenfläche des Schildes verschmolzen, so daß es den Anschein macht, als ob die Armgerüste von der Innenfläche des Schildes und nicht vom Gelenk entspringen. Kurze und 3-eckige Crura; kurze, 3-eckige, weitausladende, dünne und schwache Armgerüste, deren queres Band in derselben Ebene liegt; niedriges, schmales, medianes, dorsales Septum. Die einzige rezente Art lebt im nördlichen Pazifischen Ozean zwischen 100 und 200 Metern Tiefe. — Genotyp: *Terebratula* (*Liothyris*) *sakhalinensis* Dall.

Gattung: *Dyscolia* Fischer & Oehlert 1890. — Große, breit-ovale und dicke Schilde mit radialen Rippen; sehr kurzer Schnabel; großes, epithyrides und labiates Stielloch; teilweise durch das Labium verborgenes Symphytium; große und massive Gelenkköpfe ohne Stützen; Cardinalia mit 2 geteilten Platten zwischen den Leisten am Rande der Gelenkpfannen und den — weit auseinanderweichenden — Kruralbasen. Der quere und granulierte Kardinalfortsatz zieht vom eingebogenen Umbo vorwärts. Sehr kurzes Armgerüst mit relativ langen und schwach zusammenneigenden Crura; Kruralfortsätze

nicht sichtbar. Die kurzen und gebogenen absteigenden Äste gehen langsam in die quere Verbindung über. Die Musculi longitudinales dorsalis entspringen an den Platten vom Rande der Gelenkpfannen. Die trocholophen Arme bilden eine beinahe rechteckige und schwach 2-lappige Scheibe mit zentrifugalen Tentakeln. In Kragen, Armscheibe und Tentakeln sind reichlich Spicula eingelagert. Von den 2 rezenten Arten ist *Dyscolia wyvilli* Davidson aus dem Antillen-Strom (75 Meter Tiefe), aus dem östlichen Atlantischen Ozean (zwischen 120 und 200 Metern Tiefe) und aus dem Indischen Ozean (1300 Metern Tiefe) bekannt, *Dyscolia subquadrata* Jeffreys aber nur aus der Nähe von Portugal (900 bis 1100 Metern Tiefe). — Genotyp: *Terebratulina wyvilli* Davidson (Figur 241).

Figur 241. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — Das Originalexemplar (Typus) von *Dyscolia johannis davisi* Alcock. Fundort: Westküste von Vorder-Indien, in 1150 Metern Tiefe. Länge 7,1 Zentimeter; Breite 6,75 Zentimeter; Dicke 4,00 Zentimeter. (Blochmann phot.)



Figur 241.

(b) Terebratellide Reihe: Bis zum schizolophen Stadium der Arme sind die Tentakel einwärts gerichtet. Die mediane Einziehung ist in diesem Stadium von einem medianen Septum begleitet. Die Armgerüste der höheren Gattungen entwickeln sich von den Cardinalia und von dem medianen Septum; von diesem Septum können sie sich aber im Laufe der weiteren Entwickelung lösen. Das mediane Septum kann sogar teilweise oder ganz resorbiert werden.

(b_1) Unterreihe: *Megathyrinae* Dall 1870. — Terebratellide Brachiopoda, bei denen das Armgerüst nur aus den absteigenden Ästen besteht. Bei den höheren Gattungen durchläuft es während der Entwickelung Übergangsstadien, die den fertigen Gerüsten der Gattungen *Gwynia* King, *Argyrotheca* Dall und *Megathyris* d'Orbigny entsprechen; bei den niederen Gattungen ist diese Reihenfolge nicht vollständig. Trocholophe bis ptycholophe Arme; megathyride Gelenkachse; Spicula nur selten und schwach entwickelt; keine Stützen der Gelenkköpfe.

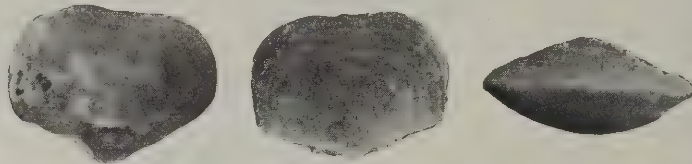
Gattung: *Gwynia* King 1859. — Kleine, glatte, dünne und lingula-ähnliche Schilde mit langer und gerader Gelenkachse; rektimarginate Kommissur; apicates Rostrum; delthyrides Stielloch, manchmal auch mit rudimentären Deltidialplatten; Gelenkköpfe ohne Stützplatten; wenig ausgeprägte Cardinalia; wahrscheinlich sind keine Platten am Rande der Gelenkpfannen vorhanden; dafür aber ein sehr kleiner Kardinalfortsatz; trocholophe Arme, die im dorsalen Kragen liegen; ein medianes Septum ist nicht ausgebildet, aber gelegentlich sind verkalkte Ansätze für ein Armgerüst im Rückenschild beobachtet worden. Die einzige rezente Art lebt an der englischen Küste in 15 bis 50 Metern Tiefe, ferner an den Küsten Hollands und Frankreichs; an der Küste des Sudans in 900 Metern Tiefe und bei den Azoren in 4000 Metern Tiefe. — Genotyp: *Terebratula capsula* Jeffreys (Figur 242).

Figur 242. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Gwynia capsula* Jeffreys. Fundort: St. Malo. Länge 0,08 Zentimeter; Breite 0,07 Zentimeter. (Original)



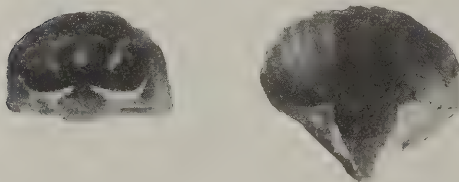
Figur 242.

Gattung: *Argyrotheca* Dall 1900. — Kleine, etwa breit-ovale Schilde; megathyride oder submegathyride Gelenkachse; strangulate bis multiplicate Kommissur. In der Medianebene hat jeder Schild einen Sulcus, an den sich nach beiden Seiten 2 bis 6 gerundete Falten anschließen. Kurzes und subtruncates Rostrum; großes, submesothyrides, aber gewöhnlich hypothyrides, unvollständiges Stielloch; kleine und 3-eckige Deltidialplatten; gut entwickelter Stielhals, der von einem medianen Septum gestützt wird, das bis zur Mitte des Bauchschildes reicht. Gelenkköpfe ohne Stützplatten. Die Cardinalia bilden einen queren und beinahe rechteckigen Buckel, der seitlich hinter die Gelenkachse zieht und vom medianen Septum gestützt wird. Gelenkköpfe, sowie Crura weit voneinander getrennt; kurze Crura; deutliche Kruralfortsätze; relativ lange Armgerüste. Die absteigenden Äste sind auswärts gekrümmt, folgen den Rändern der Schilde, biegen sich zur Medianen ein und vereinigen sich mit dem medianen Septum. Die ventralen Ansatzpunkte der Musculi transversi posteriores liegen hinter denen der Musculi transversi anteriores und Musculi longitudinales ventralis. Große und schizolophe Arme mit zentripetalen Tentakeln. Die 9 rezenten Arten bewohnen den Antillen-Strom, Golf-Strom (amerikanische und europäische Küste, auch Bermuda-Inseln), Mittelmeer, Kanaren-Strom, Brasil-Strom und Ost-Australischen Strom. — Genotyp: *Terebratula cuneata* Risso (Figur 243).



Figur 243. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Argyrotheca cistellula* Wood. Fundort: Weymouth in England. Länge 0,12 Zentimeter; Breite 0,15 Zentimeter; Dicke 0,06 Zentimeter. (Original)

Gattung: *Megathyris* d'Orbigny 1847. — Kleine, dicke und beinahe halbrunde Schilde; gerade Gelenkachse; multiplicate Kommissur mit 8 bis 14 gegenüberstehenden Falten. Die 2 medianen Falten weichen gewöhnlich dahin ab, daß sie 1 oder 2 kleinere Falten mit dazwischenliegenden Sulcus bilden. Truncates Rostrum, großes und submesothyrides Stielloch; kleine, 3-eckige und disjunkte Deltidialplatten; gut entwickelter Stielhals, der von einem langen, medianen und ventralen Septum und 2 kleineren und lateralen Septa gestützt wird; kleine Area (Kardinalarea) am Rücken- und Bauchschild; kleine und weit auseinanderstehende Gelenkköpfe ohne Stützplatten; Cardinalia, die aus einer niedrigen Platte bestehen und die 2 hervorragenden Leisten am Rande der Gelenkpfanne verbinden; kleine und querstehende Cardinalia. Vom vorderen Schildrand zieht ein dickes Septum bis zur Mitte des Schildes und setzt sich als dünnes und niedriges Septum bis zur Gelenkachse fort. 2 seitliche Septa verlaufen ebenfalls zur Mitte des Schildes. Sehr kurze Crura; lange und zusammenneigende Kruralfortsätze. Das Armgerüst besteht aus 2 absteigenden Ästen, die nur in der Nähe der Crura frei verlaufen und sonst gewöhnlich auf der Innenfläche der Schilde liegen; sie verschmelzen mit den lateralen Septa und vereinigen sich schließlich mit dem medianen Septum. Der ptycholophe Arm liegt im dorsalen Kragen. Die ventralen Ansatzpunkte der Musculi transversi anteriores und posteriores liegen in einer Linie und hinter denen der Musculi longitudinales ventralis. Die Musculi longitudinales dorsalis entspringen an den Platten vom Rande der Gelenkpfannen. Der Stiel ist kurz. Die einzige rezente Art lebt im Mittelmeer und im östlichen Atlantischen Ozean am Ausgang des Mittelmeeres zwischen 30 und 175 Metern Tiefe. — Genotyp: *Anomia detruncata* Gmelin (Figur 244).



Figur 244.

Figur 244. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Megathyris detruncata* Gmelin. Fundort: Neapel. Länge 0,45 Zentimeter; Breite 0,53 Zentimeter; Dicke etwa 0,22 Zentimeter. (Original)

(b_2) Unterreihe: *Platidiinae* Thomson 1927. — Terebratellide Brachiopoda mit amphithyrider Stielöffnung; in den höheren Gattungen besteht das Armgerüst aus absteigenden und aufsteigenden Ästen, die unabhängig voneinander am medianen Septum befestigt sind; keilförmiger Arm; Spicula sind vorhanden.

Gattung: *Amphithyris* Thomson 1918. — Kleine und beinahe runde Schilde; gerade und breite Gelenkachse; apicates Rostrum; amphithyride Stielöffnung (die Stielöffnung besteht aus einem 3-eckigen Delthyrium im Bauchschild und einer halbkreisförmigen Kerbe in der Gelenkachse des Rückenschildes; der dorsale Umbo ist resorbiert). Gelenkköpfe ohne Stützplatten oder verdickten Basen. Die Cardinalia werden nur aus den Leisten am Rande der Gelenkpfannen gebildet; keine Armgerüste; dünnes und medianes Septum; schizolophe Arme mit zentripetalen Tentakeln; Spicula in den Armen. 2 rezente Arten sind von Neuseeland und aus dem Mittelländischen Meer bekannt aus 100 bis 150 Metern Tiefe. — Genotyp: *Amphithyris buckmanni* Thomson.

Gattung: *Platidia* Costa 1852. — Kleine, breit-ovale Schilde; lange und gerade Gelenkachse; kurzer Schnabel; apicates Rostrum; amphithyrides Stielloch; sehr nahestehende Deltidialplatten; kurzer Stielhals; große und halbkreisförmige Kerbe im Rückenschild; Gelenkköpfe mit sehr schwachen Stützplatten; Cardinalia sind gemeinsam aus den Leisten am Rande der Gelenkpfannen und den Kruralbasen gebildet; an der inneren Seite der Cardinalia entspringen die Musculi longitudinales dorsalis; sehr kurzes, medianes und dorsales Septum, an dem die beiden aufsteigenden Äste als kleine Zacken sitzen; relativ lange und zusammenneigende, gebogene Crura; kurze Kruralfortsätze; die absteigenden Äste verschmelzen nach kurzem Bogen mit dem medianen Septum. Der Arm-Apparat besteht aus einer hinteren, den Mund umgebenden Armscheibe, deren Tentakeln ventralwärts gerichtet sind, und 2 vorderen und seitlichen Armlappen, deren Tentakeln dorsalwärts gerichtet sind. Die Musculi transversi posteriores verbinden die hinteren Ränder des Rücken- und Bauch-Schildes miteinander, indem sie hinter der Gelenkachse verlaufen. In Kragen, Körperwand, Armen und Tentakelbasen sind viele Spicula eingelagert. Die 4 rezenten Arten sind im Japanischen Meer, Kalifornischen Strom, Antillen-Strom, Golf-Strom (amerikanische und europäische Küsten), Kanaren-Strom und Mittelmeer zwischen 75 und 1200 Metern Tiefe vertreten. *Platidia anomioides* Scacchi & Philippi kommt an den amerikanischen und europäisch-afrikanischen Küsten vor; *Platidia anomioides radiata* Dall zu beiden Seiten Amerikas. — Genotyp: *Orthis anomioides* Scacchi & Philippi (Figur 245).



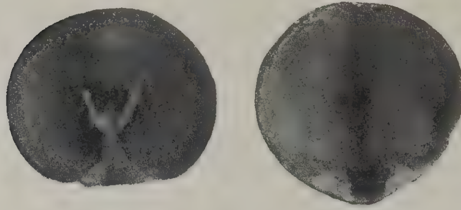
Figur 245. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Platidia davidsoni* Deslongchamps. Fundort: La Calle, Mittelmeer. Länge 0,49 Zentimeter; Breite 0,6 Zentimeter. (Original)

Figur 245.

(b_3) Unterreihe: *Mühlfeldtiinae* Oehlert 1887 (emend). — Terebratellide Brachiopoda ohne Stützplatten der Gelenkköpfe; zygolophe bis plectolophe Arme. Das Armgerüst der höheren Gattungen besteht aus aufsteigenden Ästen, die an einem niedrigen, medianen Septum befestigt sind, und aus absteigenden Ästen, die an jenem Ring ansetzen, der von den aufsteigenden Ästen gebildet wird. Bei den niedrigen Gattungen ist dieser Ring aus den aufsteigenden Ästen ventral nicht geschlossen und die absteigenden Äste sind gar nicht oder unwesentlich entwickelt.

Gattung: *Kraussina* Davidson 1859. — Rundliche Schilde mit breiter, gerader bis schmaler, gebogener Gelenkachse; sulcate Kommissur; subtruncates Rostrum; großes und submesothyrides Stielloch; 3-eckige und disjunkte Deltidialplatten. Der Stielhals bildet eine dicke Platte, die mit der Wandung der Schnabelhöhle verschmilzt (Kardinal-) Area im Rücken- und Bauch-Schild; Gelenkköpfe ohne Stützplatten. Die Leisten am Rande der Gelenkpfannen greifen seitlich hinter den Gelenkrand und sind über dem Umbo miteinander durch eine durchgehende Leiste verbunden, vor den vorderen Teilen dieser Leisten inserieren die Musculi longitudinales dorsalis in kleinen Vertiefungen. Das mediane Septum ist unter dem Umbo durch einen kleinen Kardinalfortsatz verdeckt; es erstreckt sich bis zur Schildmitte, teilt sich in 2 kurze, flache und verbreiterte Äste. Die Arme sind ungewöhnlich klein, besonders die spiraligen Teile. Die Spicula sind äußerst klein. Die 7 rezenten Arten leben vorwiegend im Agulhas- und Benguela-Strom

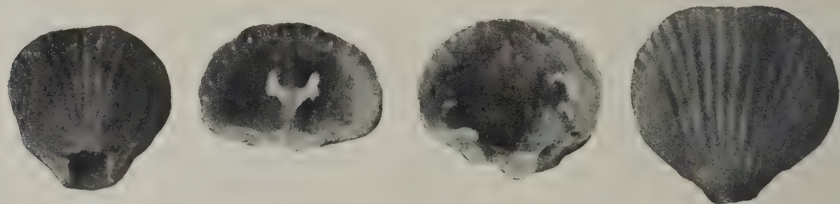
in etwa 250 Metern Tiefe; nur eine ist südlich von Tasmanien in 20 Metern Tiefe gefunden worden. — Genotyp: *Anomia rubra* Pallas (Figur 246).



Figur 246.

Figur 246. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). – *Kraussina deshayesi* Davidson. Fundort: Francis-Bucht in Süd-Afrika in 100 Metern Tiefe. Länge 0,85 Zentimeter; Breite 0,80 Zentimeter; Dicke 0,36 Zentimeter. (Original)

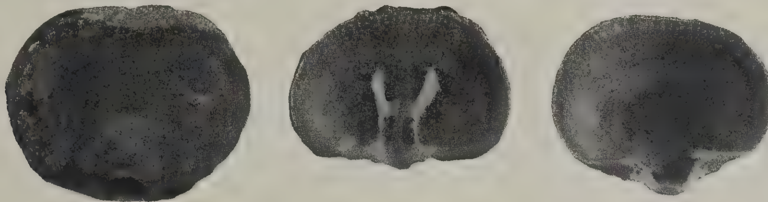
Gattung: *Megerlina* Deslongchamps 1884. — Kleine, rundliche Schilde; breite und gerade Gelenkachse; suberekter Schnabel; großes und submesothyrides, meistens aber hypothyrides und unvollständiges Stielloch; kleine und diskrete Deltidialplatten; vorn ausgehöhlter Stielhals; Gelenkköpfe ohne Stützplatten. Das dorsale, mediane Septum reicht nicht bis an die Cardinalia und wird dort durch kleine Gruben in der Schildfläche abgelöst. Kräftige, etwas divergierende und steil zur Schildfläche abfallende Leisten am Rande der Gelenkpfannen; an ihrem inneren Ende entspringen 2 Fortsätze, die das Septum jedoch nicht erreichen und so das unvollständige Stielloch umschließen. Das Armgerüst ähnelt dem der Gattung *Kraussina* Davidson; an seinen Seitenwangen entspringen jederseits 2 Fortsätze, von denen die ventral gerichteten als der unvollständige Ring der aufsteigenden Äste und die dorsal gerichteten als die Rudimente der vorderen Teile von den absteigenden Ästen gedeutet wurden. Stärkere Spicula als die der Gattung *Kraussina* Davidson. Von den beiden rezenten Arten ist die eine aus dem Ost-Australischen Strom, die andere von der St.-Paul-Insel bekannt; beide leben in der Gezeiten-Zone. — Genotyp: *Kraussia lamarckiana* Davidson (Figur 247).



Figur 247. VERMES OLIGOMERA: BRACHIOPODA (Terebratulidae). — *Megerlina lamarckiana* Davidson. Fundort: Sandwich-Inseln. Größe des geschlossenen Tieres: Länge 0,65 Zentimeter; Breite 0,70 Zentimeter; Dicke 0,28 Zentimeter. (Original)

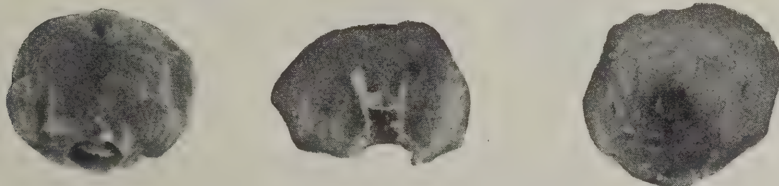
Gattung: *Mühlfeldtia* Bayle 1880. — Kleine, breit-ovale Schilde; breite und gerade Gelenkachse; große, dorsale und kleine, ventrale (Kardinal)-Area; suberekter und subtrunkater Schnabel; großes, submesothyrides und unvollständiges Stielloch; kleine, 3-eckige und disjunkte Deltidialplatten; Stielhals vorhanden; kleines, medianes Septum von halber Schildlänge; Gelenkköpfe ohne Stützplatten. Die Cardinalia werden aus 2 stark divergierenden und unterhöhlten Leisten vom Rande der Gelenkpfannen gebildet, an deren Innenseite die Kruralbasen ansetzen. Das mediane Septum beginnt in der umbonalen Region mit einem kräftigen Callus und reicht bis zur Schildmitte. Kein Kardinalfortsatz. Das vordere Ende des Septums ist zu einem niedrigen Septalpfeiler aufgebogen, an dem die breiten, aufsteigenden Äste ansetzen und einen vollständigen Ring mit stark verbreiterten Seitenwangen bilden. Kurze und konvergierende Crura mit Kruralfortsätzen. Die absteigenden Äste verbreitern sich schnell und verbinden sich mit den Seitenwangen des Ringes. Die radialen Teile der Arme sind groß und bekleiden die Seitenwangen; die spiraligen Teile sind klein und erheben sich über der queren Verbindung des Ringes. Lange, dünne und zahlreiche Tentakel. Die Anordnung der Muskeln unterscheidet sich nur wenig von der der Gattung *Platidia* Costa. Von den 3 rezenten Arten kommt eine im Persischen Golf, die 2te im südlichen Mittelmeer und die 3te an der Ost-Atlantischen Küste von England bis zu den Kanaren und im Mittelmeer vor; außerdem soll diese Art auch aus dem Agulhas-Strom, Ost-Australischen Strom

und aus dem Sunda-Meer bekannt sein. — Genotyp: *Anomia truncata* Linnaeus = (?) *Anomia disculus* Pallas (Figur 248).



Figur 248. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Mühlfeldtia truncata* Linnaeus. Fundort: Mittelmeer. Länge des geschlossenen Tieres 1,34 Zentimeter; Breite 1,70 Zentimeter; Dicke 0,67 Zentimeter. (Original)

Gattung: *Pantellaria* Dall 1919. — Unterscheidet sich von der Gattung *Mühlfeldtia* Bayle nur durch das amphithyride (statt submesothyride) Stielloch, ferner durch den flacheren Rückenschild. Die 3 rezenten Arten sind aus dem Golf-Strom (amerikanische und europäische Küsten), Mittelmeer, vom Ausgang des Mittelmeers, von der Agulhasbank (aus dem Ost-Australischen Strom?) und von der Insel Réunion (aus 60 Metern Tiefe) bekannt; sonst leben sie zwischen 175 und 2500 Metern Tiefe. — Genotyp: *Terebratula monstruosa* Scacchi (Figur 249).



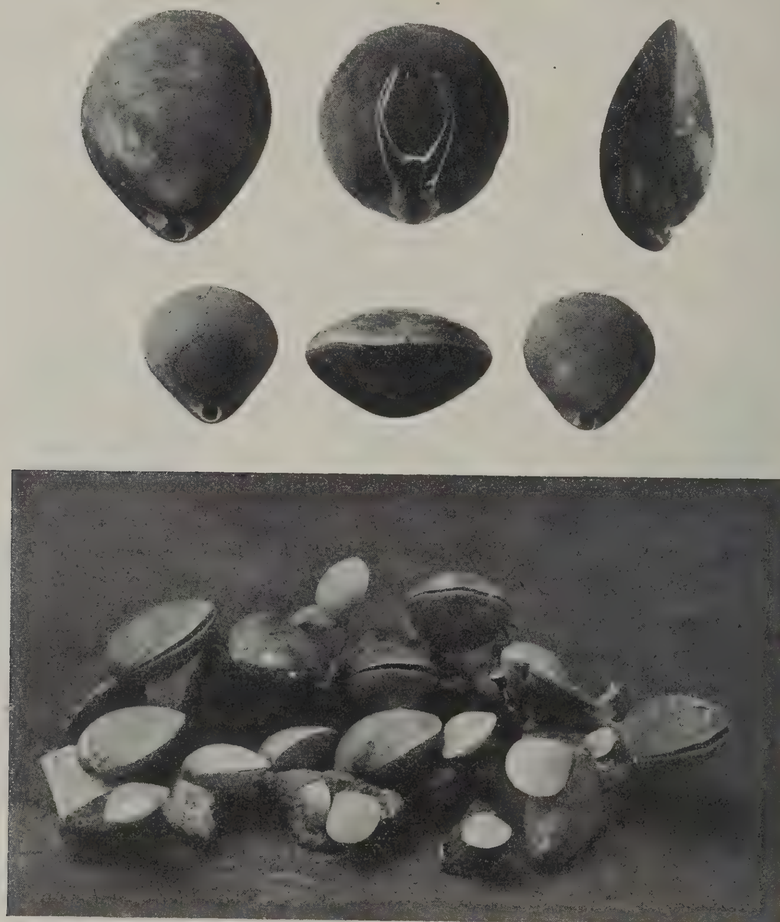
Figur 249. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Pantellaria monstruosa* Scacchi. Fundort: Sizilien. Länge des geschlossenen Tieres 0,85 Zentimeter; Breite 0,99 Zentimeter; Dicke 0,51 Zentimeter. (Original)

Gattung: *Aldingia* Thomson 1916. — Ovale Schilde; gebogene Gelenkachse; kurzer, suberekter Schnabel; submesothyride Stiel-Öffnung; verwachsene Deltidialplatten; Gelenkköpfe mit verdickter Basis, in deren Gruben die Leisten vom Rande der Gelenkpfannen gelenken. Der verdickte hintere Rand des Rückenschildes enthält die Gelenkpfannen und ist durch ein kurzes, medianes Septum gestützt. Die Kruralbasen sind mit den Leisten vom Rande der Gelenkpfannen verschmolzen. Sehr kleine und niedrige Kardinalfortsätze greifen über den Umbo. Das mediane Septum erreicht kaum die Mitte des Schildes, verbreitert sich und endet in einem schmalen Septalpfeiler. Am Ende des Septums setzen die absteigenden Äste an; die aufsteigenden Äste ziehen zum Gipfel des Septalpfeilers. Die einzige rezente Art ist aus dem Ost-Australischen Strom zwischen 200 und 220 Metern Tiefe bekannt. — Genotyp: *Terebratella fulcifera* Tate.

(b_4) Unterreihe: *Dallininae* Beecher 1893. — Terebratellide Brachiopoda mit preismeniformen, ismeniformen, frenuliniformen, terebratuliformen, dalliniformen oder anderen derartigen Gerüsten, die von diesen ausgehen. Die Armgerüste jeder Gattung durchlaufen in ihrer Entwickelung die definitiven Stadien aller niederer Gattungen dieser Unterreihe. Stützplatten der Gelenkköpfe sind stets vorhanden. Spicula kommen nur selten und dann auch spärlich vor.

Gattung: *Macandrevia* King 1859. — Ovale Schilde mit geradem Vorderrande; kurze und abfallende Gelenkachse; rektimarginate bis sulcate Kommissur; kurzer und stumpfer, suberekt bis erekter Schnabel mit schwach angedeuteten Schnabelkanten; großes, rundes, permesothyrides (?), attrites Stielloch, das sich in ein großes Delthyrium öffnet; sehr kleine Deltidialplatten. Die Stützplatten der starken Gelenkköpfe sind gegeneinander geneigt und gehen (durch eine wulstartige Erhebung) in die Innenfläche des Schildes über. Die Kruralbasen vereinigen sich mit den Leisten am Rande der Gelenkpfannen. Von diesen entspringen Platten, die seitlich von vorn unterhöhlt, aber nicht gestützt sind, die ferner steil zur Innenfläche des Schildes abfallen. Das Armgerüst wird aus kräftigen Crura gebildet, an denen lange, absteigende Äste ansetzen, die bis

nahe an den Vorderrand des Schildes ziehen; hier gehen sie in die aufsteigenden Äste über, die bis in die Nähe der Crura zurücklaufen. Das Septum wird in der Jugend angelegt und ist — nach vielen Veränderungen des Gerüstes — bei erwachsenen Tieren völlig zurückgebildet. Der dorsale Ursprung des Musculus longitudinalis dorsalis ist sehr weit nach vorn gezogen. Die 8 rezenten Arten bewohnen die Gebiete des Golf-Stromes (amerikanische und europäische Küste), des Ost-Grönland-Stromes, den nördlichen Atlantischen Ozean bis zum Kanaren-Strom, ferner die Westküste Amerikas vom Humboldt-Strom bis zum Kalifornischen Strom und die Küsten des Antarktischen Meeres. Sie kommen von 10 bis 4000 Metern Tiefe vor. — Genotyp: *Terebratula cranium* Müller (Figur 250).



Figur 250. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Macandrevia cranium* Müller: Habitusbilder und Gruppenbild. Fundort: Norwegen. Länge des altes Tieres 2,56 Zentimeter; Breite 2,11 Zentimeter; Dicke 1,28 Zentimeter. Länge des jungen Tieres 1,56 Zentimeter; Breite 1,49 Zentimeter; Dicke 0,76 Zentimeter. (Blochmann phot.)

Gattung: *Frenulina* Dall 1894. — Kleine und rundliche Schilde; gebogene Gelenkachse; sulcate Kommissur; suberekter Schnabel; submesothyrides, attrites Stielloch; disjunkte (bis konjunkte) Deltidialplatten; Stielhals vorhanden; Gelenkköpfe mit Stützplatten. Das mediane Septum reicht fast bis zum Umbo, es vereinigt sich nicht mit den Cardinalia. Die Leisten am Rande der Gelenkpfannen verschmelzen mit den Platten oder mit den Kruralbasen, die sich in der Nähe des Umbo aus der Innenfläche des Schildes erheben; kleine und querstehende Kardinalfortsätze oberhalb des Umbo. Die Armgerüste sind an 3 Stellen mit dem Schild verbunden: an den Platten vom Rande der Gelenkpfannen, dann etwa in der halben Länge des Septums und ferner durch eine quere Verbindung, die die aufsteigenden Äste mit dem medianen Septum verbinden.

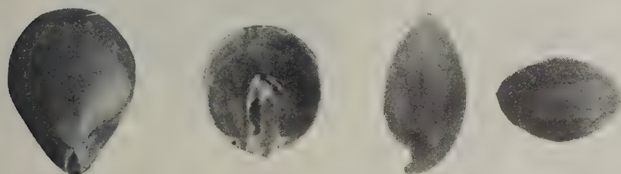
Die 3 rezenten Arten kommen im Indischen Ozean, Sunda-Meer, Ost-Australischen Strom und bei Hawaii zwischen 30 und 550 Metern Tiefe vor. — Genotyp: *Anomia sanguinolenta* Gmelin (Figur 251).



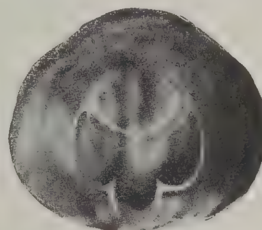
Figur 251. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Frenulina alcocki* Joubin. Fundort: Südlich von Hinter-Indien in 160 Metern Tiefe. Länge des geöffneten Tieres 2,32 Zentimeter; Breite 2,20 Zentimeter; Dicke etwa 1,29 Zentimeter. (Blochmann phot.)

Figur 251.

Gattung: *Diestothyris* Thomson 1916. — Breit-ovale Schilde; breite und gebogene Gelenkachse; sulcate Kommissur; großer und stumpfer Schnabel; unscharfe Schnabelkanten; großes, rundliches und submesothyrides, attrites Stielloch; sehr großes Delthyrium mit rudimentären Deltidialplatten; langer und sitzender Stielhals; starke Gelenkköpfe mit Stützplatten. Die Cardinalia bestehen aus starken Leisten vom Rande der Gelenkpfannen, an die wulstartige Erhebungen anschließen, deren äußere Ränder von den Kruralbasen gebildet werden. Niedriger und querstehender Kardinalfortsatz. Das kurze und niedrige mediane Septum ist auf einen Teil im Zentrum des Schildes beschränkt. Das Armgerüst ist terebrataliform; die zum Septum ziehenden queren Bänder sind sehr kurz. Von den 3 rezenten Arten lebt *Diestothyris frontinalis* Middendorf im Bering-Meer und Oya-Schio zwischen der Gezeiten-Zone und 400 Metern Tiefe, *Diestothyris spitzbergensis* Davidson im Labrador-Strom, im nördlichsten Teil des Atlantischen Ozeans und an der ganzen europäischen Westküste zwischen 75 und 650 Metern Tiefe; *Diestothyris frieli* Davidson soll bei Halifax aus 2500 Metern Tiefe und bei den Philippinen zwischen 150 und 200 Metern Tiefe gefunden worden sein (wahrscheinlich Irrtum). — Genotyp: *Terebratula frontinalis* Middendorf (Figur 252).



Figur 252.



Figur 253.

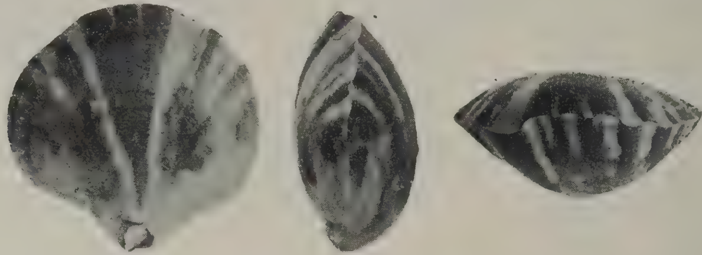
Figur 252. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Diestothyris spitzbergensis* Davidson. Fundort: Norwegen. Länge des geschlossenen Tieres 1,05 Zentimeter; Breite 0,80 Zentimeter; Dicke 0,55 Zentimeter. (Original)

Figur 253. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). —*Terebratalia coreanica* Adams & Reeve. Fundort: Sagami-Bucht in Japan. Länge etwa 4 Zentimeter: Breite etwa 3,5 Zentimeter; Dicke etwa 2 Zentimeter. (Blochmann phot.)

Gattung: *Terebratalia* Beecher 1883. — Große Schilde, sulcate Kommissur; kurzer und suberekter Schnabel; scharfe Schnabelkanten mit Plan-Areas; großes, mesothyrides und attrites Stielloch; Gelenkköpfe mit Stützplatten; kurzer und sitzender Stielhals; zwischen den kräftigen Cardinalia und dem Umbo liegt ein kalkiger Wulst; Kruralbasen und Platten am Rande der Gelenkpfannen variieren bei den einzelnen Arten; Kardinalfortsatz geht in den kalkigen Wulst über. Das kräftige, mediane Septum wird nach hinten sehr niedrig. Langes Armgerüst mit schmalem Band; es vereinigt sich mit dem medianen Septum durch ein schmales Band, das von den absteigenden Ästen entspringt.

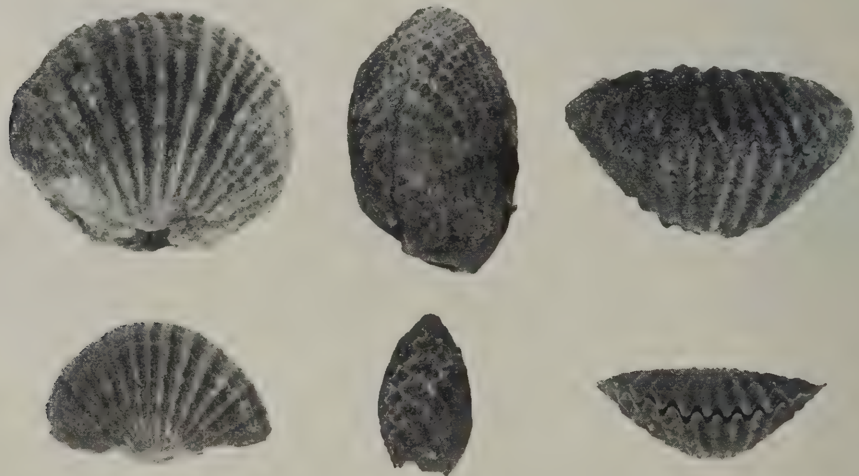
Kurzer Stiel. Die Kanten des Stielloches und der dorsale Umbo sind häufig abgenutzt. Die 6 rezenten Arten leben im Japanischen Meer und im nördlichen Teile des Kalifornischen Stromes zwischen 10 und 150 Metern Tiefe. — Genotyp: *Terebratula transversa* Sowerby (Figur 253).

Gattung: *Dallinella* Thomson 1915. — Unterscheidet sich von *Terebratalia* Beecher durch ein permesothyrides Stielloch und eine engere intraplicate Kommissur. Die 2 rezenten Arten bewohnen den Kalifornischen Strom zwischen 80 und 200 Metern Tiefe. — Genotyp: *Terebratalia obsoleta* Beecher = *Terebratella occidentalis obsoleta* Dall (Figur 254).



Figur 254. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Terebratella occidentalis obsoleta* Dall. Fundort: Catalina-Insel, Kalifornien. Länge 3,23 Zentimeter; Breite 3,34 Zentimeter; Dicke 1,68 Zentimeter. (Original)

Gattung: *Pereudesia* Dall 1920. — Große und breit-ovale Schilde; lange und schwach gekrümmte, sulcate Kommissur; abgestumpfter Schnabel; scharfe Schnabelkanten; großes, quer-ovales und permesothyrides Stielloch; konjunkte Deltidialplatten; kurzer, sitzender Stielhals; Gelenkköpfe mit starken Stützplatten. Zwischen den Cardinalia und dem Umbo liegt ein kalkiger Wulst; stark reduziertes medianes Septum; dalliniformes Armgerüst. 2 rezente Arten im Japanischen Meer. — Genotyp: *Terebratula grayi* Davidson (Figur 255).

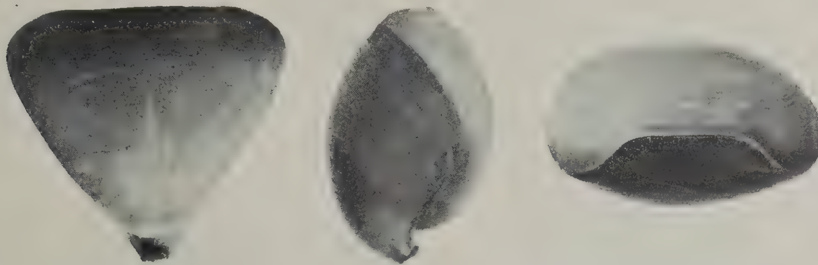


Figur 255. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Pereudesia grayi* Davidson. Fundort: Korea. Länge des alten Tieres 3,28 Zentimeter (der beschädigte Schnabel wurde nicht rekonstruiert); Breite 3,83 Zentimeter; Dicke 2,28 Zentimeter. (Original)

Gattung: *Jolonica* Dall 1920. — Rundliche Schilde; breite intraplicate (?) Kommissur; kurzer Schnabel; vollständiges und mesothyrides (?) Stielloch; kurze und schlanke Deltidialplatten; schwacher Stielhals; engstehende Gelenkköpfe mit Stützplatten; Bauchschild mit sehr kurzem und deutlichem Septum, das vorn in einem Knoten endet, von dem 2 flache Gruben gegen den vorderen Schildrand ziehen. Die Cardinalia bestehen aus tiefen Gelenkpfannen mit überhängenden Randleisten. Die Kruralbasen

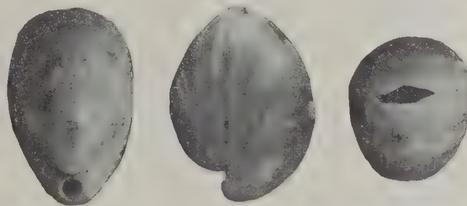
sind durch eine Grube von Gelenkpfannen getrennt. Keine inneren Platten am Rande der Gelenkpfannen; kleiner und gebogener Kardinalfortsatz; hohes und scharfes, medianes Septum, das plötzlich in der Mitte des Schildes aufhört. 1 rezente Art aus dem Sunda-Meer aus 580 Metern Tiefe. — Genotyp: *Campages* (*Jolonica*) *hedleyi* Dall.

Gattung: *Campages* Hedley 1905. — Kleine und 3-eckige Schilde; kurze und gebogene Gelenkachse; breite, intraplicate Kommissur; stark gebogener Bauchschild; deckelartiger Rückenschild; kurzer, suberekter bis erekter Schnabel; schwache Schnabelkanten; großes und rundes, permesothyrides, marginates Stielloch; schmales und median aufgebogenes Symphytium; kurzer Stielhals; starke Gelenkköpfe ohne Stützplatten oder verdickten Basen; Cardinalia (ähneln denen der Gattung *Magellania*) mit eng ausgehöhlten Platten am Rande der Gelenkpfannen und vom Septum gestützt. Die Kruralbasen sind mit den Gelenkpfannen verbunden. Die querstehenden Kardinalfortsätze ragen als breite Fläche vom Umbo gegen das Innere vor. Das lange und sehr dünne Septum reicht bis zur Schildmitte. Die absteigenden Äste des Armgerüstes verbinden sich durch dünne und kurze Bänder mit dem Septum. Die breiten, aufsteigenden Äste reichen vom queren Fortsatz bis zum Ende der absteigenden Äste. Die 3 rezenten Arten leben im Japanischen Meer, Sunda-Meer und im Ost-Australischen Strom zwischen 20 und 1300 Metern Tiefe. — Genotyp: *Campages furcifera* Hedley. (Figur 256).



Figur 256. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Campages asthenia* Dall. Fundort: Celebes-Meer, nördlich von Menado in 1224 Metern Tiefe. Länge etwa 2,3 Zentimeter; Breite etwa 2,5 Zentimeter; Dicke etwa 1,6 Zentimeter. (Blochmann phot.)

Gattung: *Japanithyris* Thomson 1927. — Unterscheidet sich von der Gattung *Dallina* Beecher nur darin, daß das Armgerüst während seiner Entwickelung nicht das terebrataliforme Stadium durchmacht. Die einzige rezente Art lebt im Japanischen Meer zwischen 40 und 100 Metern Tiefe. — Genotyp: *Terebratella mariae* Adams (Figur 257).



Figur 257.

Figur 257. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Japanithyris mariae* Adams. Fundort: Japan. Länge 1,15 Zentimeter; Breite 0,72 Zentimeter; Dicke 0,85 Zentimeter. (Original)

Gattung: *Dallina* Beecher 1893. — Große und länglich-ovale bis 5-eckige Schilde; gebogene Gelenkachse; breit-sulcate bis intraplicate Kommissur; erekter Schnabel; keine Schnabelkanten; großes, rundes und vollständiges, mesothyrides (?), attrites Stielloch; konkaves und median aufgebogenes Symphytium; Gelenkköpfe mit Stützplatten, die mit zunehmendem Alter verschwinden. Cardinalia mit ausgehöhlten Platten am Rande der Gelenkpfannen, die vom medianen Septum gestützt werden; sie werden von den Kruralbasen in innere und äußere Platten getrennt; keine oder rudimentäre Kardinalfortsätze; dünnes und nach vorn abfallendes Septum, das etwa $^3/_4$ der Schildlänge erreicht. Das Armgerüst besteht aus dünnen und langen, absteigenden Ästen und sehr breiten, aufsteigenden Ästen, die sich über dem Septum durch eine breite Verbindung vereinigen. Plectolophe Arme; dünner Stiel. Die 4 rezenten Arten sind im Japanischen Meer, Antillen-Strom, Golf-Strom (amerikanische und europäische Küste) bis zum

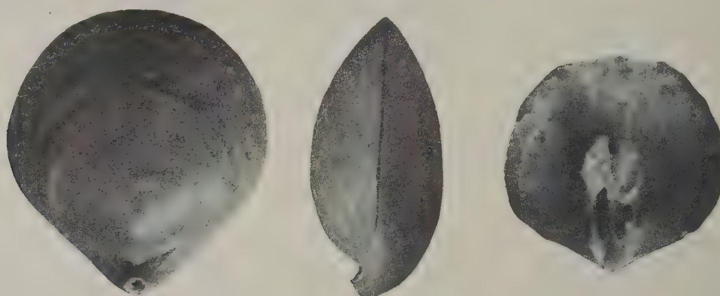
Kanaren-Strom und im Mittelmeer zwischen 40 und 1500 Metern Tiefe gefunden worden. — Genotyp: *Terebratula septigera* Lovén (Figur 258).



Figur 258.

Figur 258. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Dallina septigera* Lovén. Fundort: Norwegen. Länge 2,91 Zentimeter; Breite 2,40 Zentimeter; Dicke 1,67 Zentimeter. (Original)

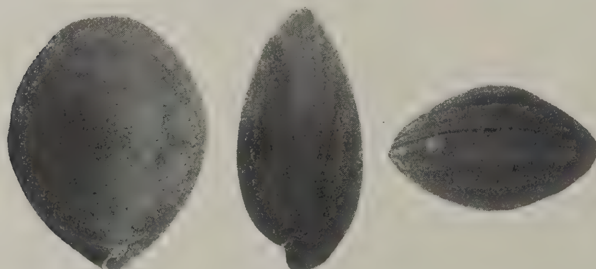
Gattung: *Jaffaia* Thomson 1927. — Ovale Schilde; kurze und gebogene Gelenkachse; kurzer und suberekter Schnabel; (submesothyrides) mesothyrides und attrites Stielloch; konjunkte Deltidialplatten; kein Stielhals; Gelenkköpfe mit schwach verdickten Basen; starke Cardinalia. Die Kruralbasen sind mit den Leisten am Rande der Gelenkpfannen verschmolzen und bilden mit der hinteren Spaltung des Septums eine weite Grube. Kleiner, niedriger und 3-eckiger Kardinalfortsatz. Das Armgerüst reicht bis zur Mitte des Schildes. Kurze Crura und Kruralfortsätze. Die langen, absteigenden Äste sind in ihrer Mitte mit dem kurzen und dünnen Septum verbunden, dann verbreitern sie sich sehr stark und verschmelzen mit den Rändern der breiten, aufsteigenden Äste, die sich durch ein breites Querband vereinigen. Die einzige rezente Art kommt im Ost-Australischen Strom zwischen 150 und 450 Metern Tiefe vor. — Genotyp: *Magasella jaffaensis* Blochmann (Figur 259).



Figur 259. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Jaffaia jaffaensis* Blochmann. Fundort: Kap Jaffa in Süd-Australien. Länge des geschlossenen Tieres 1,47 Zentimeter; Breite 1,37 Zentimeter; Dicke 0,69 Zentimeter. (Blochmann phot.)

(b_5) Unterreihe: *Laqueinae* Thomson 1927. — Terebratellide Brachiopoda mit Stützplatten für die Gelenkköpfe; wenige Spicula in der Wand der Kragenhöhlen. Die Armgerüste unterscheiden sich dadurch von den terebrataliformen und dalliniformen Gerüsten, daß die absteigenden und aufsteigenden Äste jeder Seite durch Bänder miteinander verbunden sind.

Gattung: *Laqueus* Dall 1870. — Große und ovale Schilde; gebogene Gelenkachse; rektimarginate bis ligate oder strangulate Kommissur; kurzer Schnabel; scharfe Schnabel-



Figur 260.

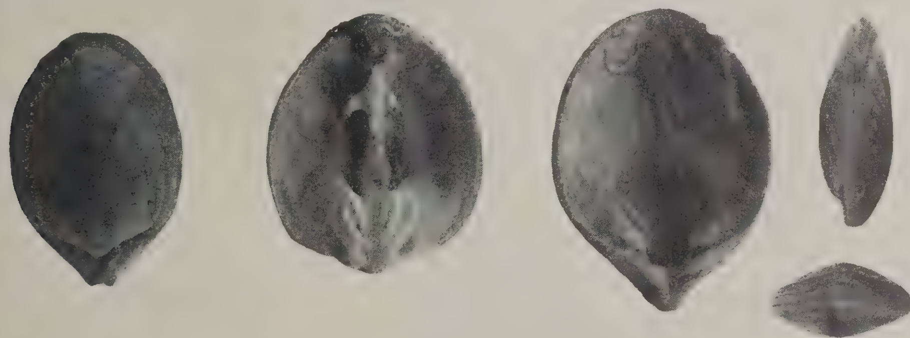
Figur 260. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Laqueus rubellus* Sowerby. Fundort: Japan. Länge 2,57 Zentimeter; Breite 2,03 Zentimeter; Dicke 1,25 Zentimeter. (Original)

kanten; kleines, permesothyrides und remigrantes (telates) Stielloch; konkave, disjunkte Deltidialplatten; Gelenkköpfe mit Stützplatten; sitzender und langer Stielhals; innere und äußere Platten vom Rande der Gelenkpfannen werden von den Kruralbasen getrennt; die inneren Platten sind mit dem medianen Septum verbunden; kein Kardinalfortsatz, aber eine kleine Area über dem Umbo; Septum von etwa $^1/_3$ Schildlänge; langes und zurückgebogenes Armgerüst, das mit dem Septum durch quere Bänder verbunden ist; keine Spicula in Körperwand und Armen. Die 7 rezenten Arten leben im Japanischen Meere, im Kalifornischen Strom (nördlicher Teil) und bei Hawaii zwischen 25 und 1600 Metern Tiefe. — Genotyp: *Terebratula californica* Koch. (Figur 260).

Gattung: *Pictothyris* Thomson 1927. — Große und ovale Schilde; gebogene Gelenkachse; rektimarginate Kommissur; kleiner und suberekter Schnabel; rundes, permesothyrides und attrites Stielloch; konjunkte Deltidialplatten; große Gelenkköpfe mit verdickten Basen, die mit den Stützplatten verschmolzen sind und für die Leisten der Gelenkpfannen ausgehöhlt sind. Die starken Cardinalia werden durch das kurze Septum gestützt. Die Kruralbasen sind seitlich mit den Leisten vom Rande der Gelenkpfannen verschmolzen. Schmaler und hoher Kardinalfortsatz; langes und zurückgebogenes Armgerüst; keine quere Verbindung zwischen den absteigenden Ästen und dem medianen Septum. Die einzige rezente Art ist im Japanischen Meere zwischen 40 und 150 Metern Tiefe gefunden worden. — Genotyp: *Anomia picta* Dillwyn.

(b_6) Unterreihe: *Magellaniinae* Beecher 1893. — Terebratellide Brachiopoda mit pre-magadiniformen, magadiniformen, magellaniformen, terebratelliformen oder anderen derartigen Gerüsten, die von diesen ausgehen. Die Armgerüste jeder Gattung durchlaufen in ihrer Entwickelung die definitiven Stadien aller niederen Gattungen dieser Unterreihe. Keine Stützplatten der Gelenkköpfe und keine Spicula.

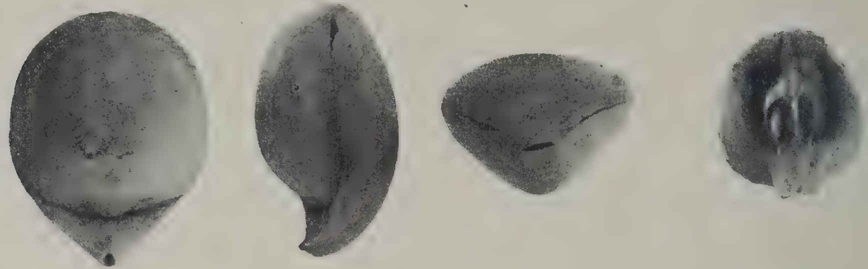
Gattung: *Bouchardia* Davidson 1850. — Länglich-ovale Schilde; gerade oder schwach gebogene Schilde; sulcate Kommissur; stumpfer und gerader Schnabel; scharfe Schnabelkanten; epithyrides Stielloch; Symphytium mit dem Schild verschmolzen; starke und lange Gelenkköpfe mit verdickten Basen, die für die Leisten der Gelenkpfannen ausgehöhlt sind; starke innere und äußere Leisten am Rande der Gelenkpfannen. Der Kardinalfortsatz ist am unteren Ende mit der Fläche des Schildes verschmolzen. Das hohe, mediane Septum reicht vom hinteren Rande des Schildes bis in den vorderen Teil und trägt 2 ankerförmige Reste eines Ringes vom Armgerüst. Keine absteigenden Äste. Die einzige rezente Art ist im Brasil-Strom zwischen 25 und 100 Metern Tiefe gefunden worden. — Genotyp: *Anomia rosea* Mawe (Figur 261).



Figur 261. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Bouchardia rosea* Mawe. Fundort: Brasilien. Länge des geschlossenen Tieres 1,37 Zentimeter; Breite 0,93 Zentimeter; Dicke 0,50 Zentimeter. (Original)

Gattung: *Magadina* Thomson 1915. — Kleine und etwa ovale Schilde; gerade oder schwach gebogene Gelenkachse; abgeflachter dorsaler Umbo; sulcate bis intraplicate Kommissur; erekter Schnabel; scharfe Schnabelkanten; schwach konkave Area; permesothyrides und pseudotelates Stielloch; massives und konkaves Symphytium. Der starke und sitzende Stielhals verschmilzt mit den Basen der starken Gelenkköpfe, die von Stützplatten getragen werden und die für die Leisten der Gelenkpfannen ausgehöhlt sind. Das dicke und niedrige Septum liegt im vorderen Teil des Bauchschildes. Die Kruralbasen verschmelzen mit den Leisten am Rande der Gelenkpfannen und

erheben sich als 2 ohrförmige Fortsätze über den Umbo; am anderen Ende sind sie zu Gruben ausgehöhlt. Diese Gruben werden bei der rezenten Art durch den großen und verdickten Kardinalfortsatz ausgefüllt. Ein medianes Septum im Rückenschild reicht bis zum hinteren Rand und berührt das Septum des Bauchschildes. Die absteigenden und aufsteigenden Äste jeder Seite sind für sich besonders am Septum angeheftet. Die sehr kurzen Crura entspringen vom hinteren Rande des Rückenschildes. Die absteigenden Äste sind am Ursprung sehr dünn und verbreitern sich stark bis zum Ansatz am Septum. Zygolopher Arm. Der mittlere (jüngste) Teil ist nicht spiralig aufgewunden. Die einzige rezente Art lebt im Ost-Australischen Strom zwischen 20 und 350 Metern Tiefe. — Genotyp: *Magadina browni* Thomson. (Figur 262).



Figur 262. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Magadina cumingii* Davidson. Fundort: Süd-Australien. Länge des geschlossenen Tieres 1,65 Zentimeter; Breite 1,25 Zentimeter; Dicke 0,93 Zentimeter. (Original)

Gattung: *Nipponithyris* Yabe & Hatai 1934. — Die Schilde ähneln im Aussehen und in der Art der Faltung (Kommissur) denen der Gattung *Magadina* Thomson, sie unterscheiden sich von ihnen durch einen stärker ausgebogenen vorderen Rand, eine breitere vordere Faltung und schwache Muskel-Eindrücke. Das hohe mediane Septum ist an der Vereinigung mit dem queren Bande des Armgerüstes am höchsten, von dort fällt es steil nach vorn ab. Schmaler, gestreifter Kardinalfortsatz. Die inneren Gelenk-Pfannen sind ausgehöhlt und von der Medianen her als lange Grube eingeschnitten. Kurze und schlanke Crura. Die absteigenden Äste sind mit dem medianen Septum durch ein kurzes Band verbunden; die aufsteigenden Äste formen das Armgerüst zu einem breit-ovalen Ringe. *Die einzige Art* lebt im Japanischen Meere zwischen 85 und 450 Metern Tiefe. — Genotyp: *Nipponithyris nipponensis* Yabe & Hatai.

Gattung: *Pirothyris* Thomson 1927. — Kleine und birnenförmige Schilde; gebogene Gelenkachse; uniplicate Kommissur; großer und suberekter Schnabel; schwache Schnabelkanten; großes und permesothyrides, attrites Stielloch; massives und konkaves Symphytium; starke Gelenkköpfe mit verdickten Basen und verengter Schnabelhöhle; starke Cardinalia (die denen der Gattung *Magadina* Thomson ähneln) mit sehr großen und tiefen Gruben; entsprechend großer Kardinalfortsatz. Das mediane Septum ist am hinteren Schildrande sehr niedrig und steigt steil nach vorn an. Magelliformes Armgerüst. Die einzige rezente Art lebt im Ost-Australischen Strom zwischen 30 und 40 Metern Tiefe. — Genotyp: *Magasella vercoi* Blochmann (Figur 263).

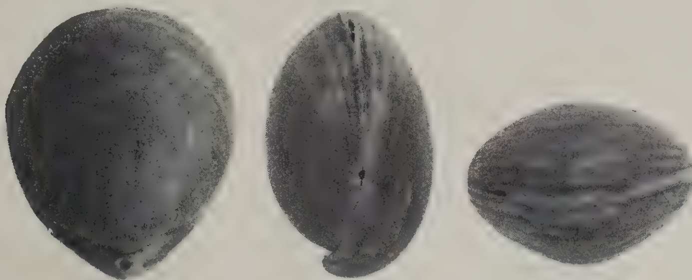


Figur 263.

Figur 263. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Pirothyris vercoi* Blochmann. Fundort: Baíckstairs Passage St. Vincent-Golf in 25 bis 35 Metern Tiefe. Länge des geschlossenen Tieres 0,70 Zentimeter; Breite 0,41 Zentimeter; Dicke 0,48 Zentimeter. (Blochmann phot.)

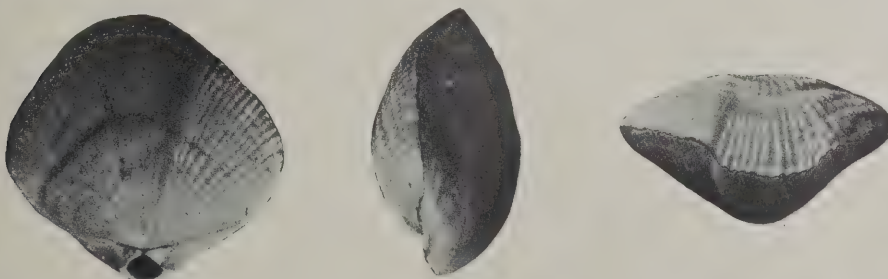
Gattung: *Stethothyris* Thomson 1918. — Große und ovale Schilde; sulcate Kommissur; suberekter bis eingebogener Schnabel; schwache Schnabelkanten; kleines, mesothyrides und attrites Stielloch; Symphytium mit deutlicher, medianer Linie; kleine und starke Gelenkköpfe mit verdickten Basen und verengter Schnabelhöhle; starke Cardinalia. Das mediane Septum spaltet sich etwas hinter dem Ursprung der verdickten Crura; kleiner Kardinalfortsatz. Die einzige rezente Art ist aus der Davis-See (antarktisches Gebiet) aus 600 Metern Tiefe bekannt. — Genotyp: *Stethothyris uttleyi* Thomson.

Gattung: *Neothyris* Douvillé 1879. — Große und ovale Schilde; gebogene Gelenkachse; sulcate Kommissur; großer und erekter bis zurückgebogener Schnabel; kleines mesothyrides und attrites Stielloch; konjunkte und konkave Deltidialplatten; große und massive Gelenkköpfe mit verdickten Basen; starke Cardinalia. Die Kruralbasen verschmelzen seitlich mit den Leisten vom Rande der Gelenkpfannen. Kurzes, hohes und gespaltenes Septum, dessen Blätter mit den vorderen Spitzen der Kruralbasen verschmelzen; große Gruben und entsprechend großer Kardinalfortsatz; magellaniformes Armgerüst; kurze Crura; große Kruralfortsätze. Die absteigenden Arme sind stark nach außen gebogen und reichen in die Nähe des vorderen Schildrandes. Die aufsteigenden Arme sind gleichfalls nach außen gebogen und reichen etwa bis zur Schildmitte. Die quere Verbindung ist nach dorsal gebogen. Plectolopher Arm. Die einzige rezente Art ist südlich von Neuseeland zwischen 25 und 80 Metern Tiefe gefunden worden. — Genotyp: *Terebratula lenticularis* Deshayes (Figur 264).



Figur 264. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Neothyris lenticularis* Deshayes. Fundort: Neu-Seeland. Länge 5,38 Zentimeter; Breite 4,58 Zentimeter; Dicke 3,40 Zentimeter. (Original)

Gattung: *Gyrothyris* Thomson 1918. — Ovale Schilde; kurze und gebogene Gelenkachse; sulcate Kommissur; erekter Schnabel; sehr undeutliche Schnabelkanten; rundes, mesothyrides (?) und attrites Stielloch; konkave und konjunkte Deltidialplatten; starke Gelenkköpfe mit verdickten Basen; starke Cardinalia; verdickte Kruralbasen; gespaltenes Septum; querer Kardinalfortsatz; terebratelliforme Arme. Die einzige rezente Art ist von der Macquarie-Insel bekannt. — Genotyp: *Gyrothyris mawsoni* Thomson.

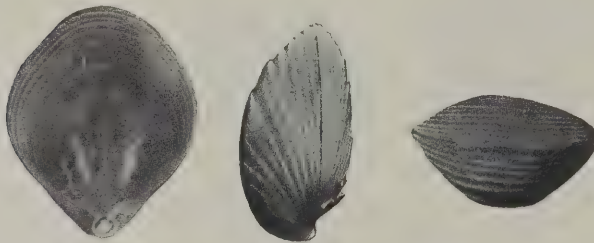


Figur 265. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Terebratella dorsata* Gmelin. Fundort: Magalhaens-Straße. Länge 3,62 Zentimeter; Breite 3,70 Zentimeter; Dicke 2,00 Zentimeter. (Blochmann phot.)

Gattung: *Terebratella* d'Orbigny 1847. — Ovale Schilde; breite und schwach gebogene Gelenkachse; sulcate Kommissur; erekter bis suberekter Schnabel; deutliche Schnabelkanten; großes, submesothyrides bis mesothyrides Stielloch; konjunkte Deltidial-

platten; Gelenkköpfe ohne verdickte Basen; schwache und dünne Cardinalia mit ausgehöhlten Platten am Rande der Gelenkpfannen, die sich am Septum treffen; querer Kardinalfortsatz; langes und niedriges Septum. Die kurzen Crura entspringen von den Cardinalia; kurze Kruralfortsätze; nach außen gebogene, absteigende Äste, die etwa $^2/_3$ der Schildlänge erreichen; ebenfalls nach außen gebogene aufsteigende Äste, die etwa bis auf $^1/_3$ der Schildlänge an den hinteren Schildrand ziehen und dort durch das quere Band verbunden sind. Die absteigenden Äste sind durch quere Verbindungen am medianen Septum befestigt. Die freien Armteile sind spiralig aufgewunden. Die 9 rezenten Arten leben an den Südspitzen der 3 südlichen Kontinente: Australien, Amerika und Afrika; außerdem im südlichen Pazifischen Archipel und bei den Kerguelen zwischen 10 und 300 Metern Tiefe. — Genotyp: *Terebratula chilensis* Broderip = *Anomia dorsata* Gmelin (Figur 265).

Gattung: *Magellania* Bayle 1880. — Große und ovale Schilde; gebogene Gelenkachse; sulcate bis intraplicate Kommissur; großer und suberekter bis erekter Schnabel; großes, rundes, mesothyrides und attrites Stielloch. Die Deltidialplatten vereinigen sich zu einem Symphytium. Gelenkköpfe ohne verdickte Basen; schwache und dünne Cardinalia mit ausgehöhlten Platten am Rande der Gelenkpfannen, die sich am Septum treffen. Das Septum reicht bis zur Schildmitte und ist nicht mit dem Armgerüst verbunden. Die kurzen Crura erheben sich von den Kruralbasen, die mit den Leisten vom Rande der Gelenkpfannen verschmolzen sind. Große Kruralfortsätze; langes Armgerüst, das fast bis zum vorderen Schildrand reicht. Plectolopher Arm. Die 5 rezenten Arten leben im Falkland-Strom, Magalhaens-Strom, Ost-Australischen Strom, ferner im antarktischen Gebiet und bei Neuseeland zwischen der Gezeiten-Zone und 550 Metern Tiefe. — Genotyp: *Terebratula australis* Quoy & Gaimard = *Terebratula flavescens* Lamarck. (Figur 266).



Figur 266.

Figur 266. Vermes oligomera: Brachiopoda (Terebratulidae). — *Magellania joubini* Blochmann. Fundort: Winter-Station der »Gauß« in 385 Metern Tiefe. Länge etwa 2 Zentimeter. (Blochmann phot.; auch in Eichler 1906)

5. Familie: ***Rhynchonellidae.*** — Die äußere Gestalt ist durch 2 gewölbte Schilde bestimmt, deren Form rund, elliptisch oder von diesem Schema etwas abweichend sein kann. Der Bauchschild ist meistens größer als der Rückenschild und biegt sich mit einem gekrümmten »Schnabel« über diesen. Durch den Schnabel tritt *bei den meisten Arten* ein kurzer Stiel aus. Der Vorderleib ist parenchymatös. Der Mittelleib enthält einen zentralen Hohlraum, der mit dem Armkanal in Verbindung steht und der ferner in jeden Arm noch eine in sich geschlossene Nebenhöhle entsendet. Jeder Arm hebt sich gleich an seinem Ursprunge von der vorderen Leibeswand ab, bleibt in seinem ganzen Verlaufe von dem anderen Arme unabhängig und ist zu einer Spirale aufgewunden. In seine Basis ragt eine Kalkspange (Crus) hinein; diese Crura sind für die Familie besonders charakteristisch; der Arm selbst ist durch eingelagerte Spicula gestärkt, außerdem wird er von einem Musculus brachialis durchzogen. Die Tentakel sind abwechselnd gegenseitig verstellt. Der Hinterleib umschließt eine zentrale Höhle, die in den Kragen je 2 dorsale und ventrale Kragenhöhlen abgibt; die zentrale Höhle wird nur vom Darmkanal, den kleinen Magen-Drüsen und den Sehnen der Muskeln teilweise erfüllt und unterscheidet sich dadurch *von den Lingulidae* und *Craniidae*, bei denen diese Höhle völlig mit Organen angefüllt ist. Der Darmkanal ist durch seinen sehr langen und nach dorsal ziehenden Ösophagus, seine 2 Magen-Drüsen, seinen im scharfen Bogen nach ventral führenden und mit einer geräumigen Erweiterung endenden Enddarm charakterisiert. Die Exkretions-Organe bestehen aus einem Trichter, der vom Ileoparietal- (oder Gastroparietal-) Bande offengehalten wird und einem geraden Ausführgang, der sich an der seitlichen (oder vorderen) Leibeswand öffnet. Es sind 2 Paare dieser zusammengesetzten Exkretions-Organe vorhanden. Die Muskulatur entspricht völlig dem für die Brachiopoden typischen Schema; es sind jedoch die Musculi

mesenteriales und der Musculus cutaneus nicht ausgebildet. Die einzelnen Bündel bestehen meistens an beiden Enden (einige allerdings nur am Ursprung) aus kontraktilen Fibrillen, während der übrige Teil des Muskels zu Sehnen umgewandelt ist. Das Nerven-System unterscheidet sich nicht von dem der übrigen Familien. Das Blutgefäß-System ist geschlossen und besitzt eine einheitliche Herzblase. Die Geschlechter sind getrennt. Die Gameten entstehen an den Wänden der Kragenhöhlen. Die Schilde bestehen aus kohlensaurem Kalk und sind aus 3 Lagen aufgebaut: Kutikula, Lamellenschicht und Prismenschicht. Die Schichten werden nicht von Kragenporen durchsetzt. Die Schilder stehen durch ein Gelenk in einer festen Beziehung zueinander. Im Bauchschild befindet sich jederseits von der Medianen ein Gelenkkopf, dem eine Gleitfläche im Rückenschild entspricht; diese Form des Gelenkes kann in geringer Weise abgeändert werden. Der Stielschlitz im Bauchschilde kann durch Platten geschlossen werden. Der Stiel ist eine Wucherung des Stützgewebes der hinteren Leibeswand; er ist mit seinem distalen Teile in eine Stieltasche des Körpers eingezogen und wird durch Bündel von Längsmuskeln bewegt. Der Stiel wird völlig von der Stützsubstanz ausgefüllt.

Die Larve ist nicht bekannt.

In der Veröffentlichung »*Rhynchonella Doederleini* Davids., eine kritische Brachiopoden-Untersuchung« schreibt Leidhold 1922: »Aus diesen Auseinandersetzungen geht hervor, daß die Mehrzahl (die Ausnahmestellung von *Rhynchonella Doederleini* ist in den vorhergehenden Abschnitten genügend beleuchtet) *der rezenten Rhynchonelliden* einen mesozoischen oder gar paläozoischen Charakter zeigt. Immer sind die Beziehungen zu fossilen Formen erheblich größer als die Beziehungen der einzelnen lebenden Arten untereinander. Sie sind gewissermaßen eine Auslese aus der Mannigfaltigkeit *mesozoischer und paläozoischer Rhynchonelliden*, die sich vereinzelt als bedeutungslose Vertreter in lokalen Gebieten erhalten haben. *Die Gattung Rhynchonella* in ihrer Gesamtheit ist eine sehr alte Gattung, die schon im Untersilur auftritt. Die meisten lebenden Formen sind ebenfalls als ältere Typen aufzufassen«.

(a) Dimerellide Reihe: Kleine oder gar keine Deltidialplatten; 3-eckiges Stielloch; dorsales, medianes Septum; sehr lange Crura; große Gelenkachse.

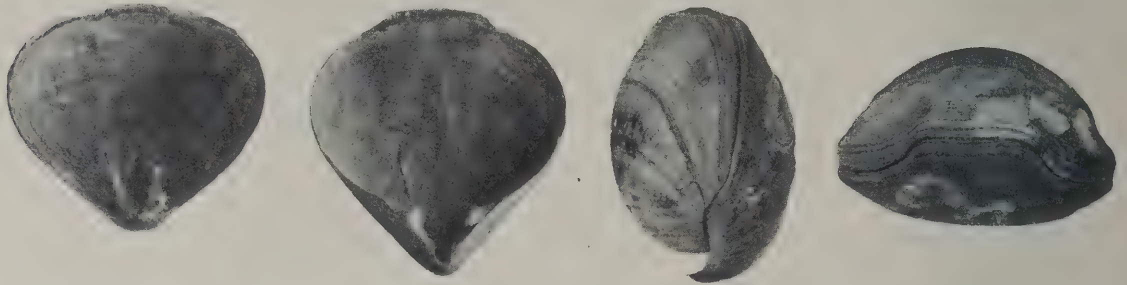
Gattung: *Cryptopora* Jeffreys 1869. — Kleine und ovale Schilde; sulcate Kommissur; keine Kragenpapillen; kurzer und gerader Schnabel; unvollständiges, hypothyrides Stielloch; rudimentäre Deltidialplatten; kleine Gelenkköpfe mit kurzen und divergenten Stützplatten; kleiner Kardinalfortsatz über dem dorsalen Umbo, von dem ein (hinten niedriges und nach vorn ansteigendes), medianes Septum entspringt, das bis zur Schildmitte reicht. Die kurzen, dünnen und nach außen gebogenen Crura entspringen auf der inneren Seite der beiden dünnen Leisten vom Rande der Gelenkpfannen. Der Weichkörper ist unbekannt. Die 2 rezenten Arten stammen aus dem Ost-Australischen Strom (zwischen 30 und 175 Metern Tiefe) und aus dem nördlichen Atlantischen Ozean (Antillen-Strom und Golf-Strom [amerikanische und europäische Küsten bis zum Ausgang des Mittelmeeres und zu den Azoren aus 175 bis 4000 Metern Tiefe]). — Genotyp: *Cryptopora gnomon* Jeffreys.

(b) Rhynchonellide Reihe: Kein dorsales, medianes Septum; kurze Crura.

Gattung: *Neorhynchia* Thomson 1915. — Breite Schilde; sulcate Kommissur; kurzer Schnabel; unvollständiges, hypothyrides Stielloch; Gelenkköpfe mit Stützplatten; kurze und schmale Leisten am Rande der Gelenkpfannen; kurze, gebogene und blattförmige Crura. Die einzige rezente Art ist in der Mitte des Pazifischen Ozeans und bei den Galapagos-Inseln aus 3800 Metern Tiefe gefunden worden. — Genotyp: *Hemithyris strebeli* Dall.

Gattung: *Hemithyris* d'Orbigny 1847. — Ovale Schilde, uniplicate Kommissur; großer und erekter Schnabel mit apicatem Rostrum und Area; unvollständiges, hypothyrides Stielloch; 3-eckige Deltidialplatten; kurzer und vorn ausgehöhlter Stielhals; große Gelenkköpfe mit langen Stützplatten, die jedoch mit zunehmendem Alter resorbiert werden können. Die Leisten vom Rande der Gelenkpfannen dringen von der Seite des Schildes gegen die freie Höhle vor und verbinden sich mit den Kruralbasen. Kleiner Kardinalfortsatz (oder Area); kurze, flache und nach ventral gebogene Crura; spirolophe Arme mit 12 bis 13 Windungen. Von den 4 rezenten Arten leben 3 im Japanischen Meere (zwischen 80 und 250 Metern Tiefe); *Hemithyris psittacea* Gmelin bewohnt das nördliche Eismeer und dringt von dort aus nach Süden durch das Bering-Meer in den Oya-Schio und in den nördlichen Teil des Kalifornischen Stromes vor; im Atlantischen Ozean in

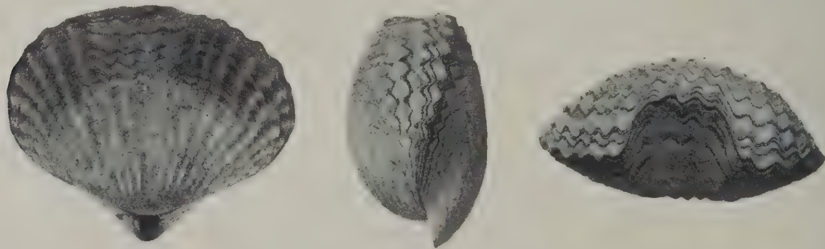
den Labrador-Strom, Ost-Grönland-Strom und Golf-Strom (amerikanische und europäische Küsten). Sie lebt zwischen der Gezeiten-Zone und 140 Metern Tiefe. — Genotyp: *Anomia psittacea* Gmelin (Figur 267).



Figur 267. Vermes oligomera: Brachiopoda (Rhynchonellidae). — *Hemithyris psittacea* Gmelin. Fundort: Spitzbergen. Länge 1,26 Zentimeter; Breite 1,29 Zentimeter; Dicke 1,51 Zentimeter. (Original)

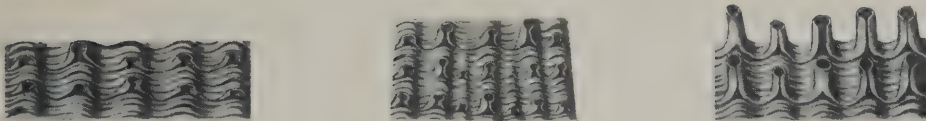
Gattung: *Neohemithyris* Yabe & Hatai 1934. — Die Schilde ähneln denen der Gattung *Hemithyris* d'Orbigny in Aussehen, Faltung (Kommissur), Eigenschaften des Schnabels, Gelenkköpfen und Feinstruktur; sie unterscheiden sich von diesen nur durch ein vollständiges Stielloch und durch Zusammenstoßen der Deltidialplatten in dem Bauchschilde; im Gegensatz zur Gattung *Hemithyris* d'Orbigny haben sie im Rückenschilde keinen Gelenkfortsatz oder mediane Grube. Die Schilde sind kräftig und die Muskel-Eindrücke vertieft. *Die einzige Art* lebt im Japanischen Meere zwischen 100 und 210 Metern Tiefe. — Genotyp: *Rhynchonella lucida* Gould.

Gattung: *Tegulorhynchia* Chapman & Crespin 1923. — 5-eckige, breite Schilde; breite und gebogene Gelenkachse; uniplicate Kommissur; kurzer, stumpfer und suberekter Schnabel; großes und hypothyrides (submesothyrides) Stielloch; disjunkte (selten konjunkte) Deltidialplatten, die ventral in einen langen Stielhals übergehen; starke Gelenkköpfe mit Stützplatten; rudimentäres, dorsales Septum. Die Kruralbasen entspringen in der Nähe von den Innenseiten der Leisten vom Rande der Gelenkpfannen. Der Kardinalfortsatz erhebt sich über den dorsalen Umbo und über die Enden der Kruralbasen. Starke Crura. Die 2 rezenten Arten leben im Japanischen Meer und bei den Kerguelen in 300 Metern Tiefe. — Genotyp: *Rhynchonella squamosa* Hutton. (Figur 268 und 269).



Figur 268. Vermes oligomera: Brachiopoda (Rhynchonellidae). — *Tegulorhynchia nigricans* Sowerby. Fundort: Neu-Seeland. Größe des geschlossenen Tieres: Länge 2,01 Zentimeter; Breite 2,48 Zentimeter; Dicke 1,22 Zentimeter. (Original)

Gattung: *Basiliola* Dall 1908. — Breite und ovale Schilde; uniplicate Kommissur; apicater Schnabel; vollständiges, hypothyrides Stielloch. Die Deltidialplatten verbinden sich in der Medianebene und biegen sich zu einer Röhre ein. Gelenkköpfe mit Stützplatten, die bei alten Tieren durch seitliche Kalkablagerung mit den Seiten des Schildes verbunden werden. Die Basen der Gelenkköpfe sind ausgehöhlt. Schmale Leisten am Rande der Gelenkpfannen; verhältnismäßig lange Crura. Die beiden rezenten Arten leben im Sunda-Meer und bei Hawaii zwischen 40 und 1000 Metern Tiefe. — Genotyp: *Hemithyris beecheri* Dall. (Figur 270).



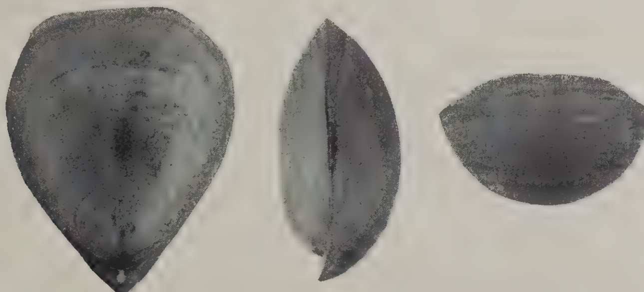
Figur 269. Vermes oligomera: Brachiopoda (Rhynchonellidae). — *Tegulorhynchia döderleini* Davidson ist die einzige rezente Art der Brachiopoda, auf deren Schilden größere Stacheln ausgebildet sind. Da bei der Familie der Rhynchonellidae die Schilde von keinen Kragenporen durchsetzt werden, so werden diese Stacheln lediglich vom Mantelrande gebildet. »Verfolgt man die Entstehung der Stacheln in den einzelnen Stadien, so erkennt man folgendes: Die Stachelbildung beginnt damit, daß sich zunächst eine einzelne Anwachslamelle an der betreffenden Rippe ein wenig über die Schalenoberfläche erhebt. Naturgemäß ist dann die Oberseite des späteren Stachels geschlossen, die Unterseite noch offen. Der Querschnitt ergibt eine flachwellige Linie. Mit weiterem Wachstum zieht sich die Lamelle immer mehr aus. Die Unterseite wird zwar von den Seiten her eingeengt, bleibt jedoch ihrer ganzen Länge nach offen. Erst verhältnismäßig spät und nur in seltenen Fällen wachsen die beiden Hälften der Unterseite der Länge nach zusammen. Der einzelne Stachel erscheint dann als eine feine röhrenförmige Verlängerung der Rippe an ihrem Zusammentreffen mit der Zuwachslamelle. Häufig sind die beiden Hälften der Unterseite nach innen eingerollt, sie verwachsen dann natürlich nicht; es bleibt vielmehr ein langer Schlitz frei, so daß auch kein eigentliches Röhrchen gebildet wird.« Vergrößerung etwa 12-fach. (Text und Figuren von Leidhold 1922)



Figur 270. Vermes oligomera: Brachiopoda (Rhynchonellidae). — *Basiliola pomphalyx* Dall. Fundort: Zulu-Inseln in 275 Metern Tiefe. Länge etwa 1,9 Zentimeter; Breite etwa 2,2 Zentimeter; Dicke etwa 1,4 Zentimeter. (Blochmann phot.)

Gattung: *Aetheia* Thomson 1915. — Ovale bis 3-eckige Schilde; uniplicate Kommissur; kurzer, akuter (subapicater) Schnabel; vollständiges, kleines und rundes, submesothyrides Stielloch; konjunkte Deltidialplatten; starke Gelenkköpfe mit verdickten Basen; tiefe Gelenkpfannen; dünne Leisten am Rande der Gelenkpfannen, die über die Kruralbasen hinausragen; verhältnismäßig lange Crura, die am Ansatz stark verdickt sind und zum freien Ende schnell dünner werden. Die Kruralbasen bilden eine breite Fläche. Kardinalfortsatz in der Nähe des Umbo. 2 rezente Arten sind aus dem Ost-Australischen Strom und aus dem Indischen Ozean aus 180 bis 450 Metern Tiefe bekannt. — Genotyp: *Waldheimia* (?) *sinuata* Hutton = *Terebratula gualteri* Morris.

Gattung: *Frieleia* Dall 1895. — Rundliche Schilde; rektimarginate bis ligate Gelenkachse; kurzer und erekter Schnabel; keine Schnabelkanten; unvollständiges,



Figur 271. Vermes oligomera: Brachiopoda (Rhynchonellidae). — *Frieleia halli* Dall. Durch den durchsichtigen Rückenschild ist das mediane Septum schwach erkennbar. Fundort: Nordwestküste von Nord-Amerika in 155 Metern Tiefe. Länge 1,67 Zentimeter; Breite 1,36 Zentimeter; Dicke 0,79 Zentimeter. (Original)

hypothyrides Stielloch; Deltidialplatten reichen fast zur Medianebene; kurze und starke Gelenkköpfe mit dünnen Stützplatten; kleines und dünnes, medianes Septum, das hinten mit dem Cardinalia verschmolzen ist und $^2/_5$ der Schildlänge erreicht; tiefe Gelenkpfannen; lange Leisten am Rande der Gelenkpfannen, an deren Innenseiten deutliche Kruralbasen ansetzen; kurze und divergierende Crura. Die äußeren Platten vom Rande der Gelenkpfannen verbinden die Leisten mit den Kruralbasen; die inneren Platten vereinigen sich über dem Septum. Der Kardinalfortsatz erhebt sich über den Umbo. Kurzer Stiel; spirolophe Arme mit wenigen Windungen. Die einzige rezente Art lebt im nördlichen Pazifischen Ozean (Oya-Schio und nördlicher Kalifornischer Strom) zwischen 40 und 2000 Metern Tiefe. — Genotyp: *Frielia halli* Dall (Figur 271).

Gattung: *Hispanirhynchia* Thomson 1927. — 3-eckige Schilde, rektimarginate bis ligate Kommissur; kurzer und apicater Schnabel; unvollständiges, hypothyrides Stielloch. Die Deltidialplatten treffen sich in der Medianebene und gehen nach ventral in einen dünnen Stielhals über. Große Gelenkköpfe mit dünnen Stützplatten; dünnes und niedriges, medianes Septum, das nicht mit den Cardinalia verbunden ist; stark divergierende Leisten am Rande der Gelenkpfannen. Die Kruralbasen verbinden sich mit diesen Leisten durch die breiten, äußeren Platten vom Rande der Gelenkpfannen; keine inneren Platten; kurze, dünne und schwach divergierende Crura; kein Kardinalfortsatz. Die 3 rezenten Arten leben im Sunda-Meer, Antillen-Strom und an der Ostküste des Atlantischen Ozeans vom Kanal bis zum Kanaren-Strom zwischen 300 und 2000 Metern Tiefe. — Genotyp: *Rhynchonella cornea* Davidson.

Gattung: *Compsothyris* Jackson 1918. — Ovale Schilde; rektimarginate bis uniplicate Kommissur; kurzer, erekter und subtruncater Schnabel; submesothyrides Stielloch, das sich in ein weites Delthyrium öffnet; diskrete Deltidialplatten gehen ventral in den Stielhals über; Gelenkköpfe mit Stützplatten. Die Cardinalia bestehen aus 2 divergierenden Leisten vom Rande der Gelenkpfannen. Tiefe und quer verlaufende Gelenkpfannen; deutliche Kruralbasen; gebogene äußere und innere Platten vom Rande der Gelenkpfannen. Die inneren Platten sind mit der hinteren Spaltung des kleinen, dorsalen und medianen Septums verschmolzen. Kurze Crura; kein deutlicher Kardinalfortsatz. Die einzige rezente Art lebt an allen Küsten des antarktischen Kontinents zwischen 325 und 650 Metern Tiefe. — Genotyp: *Rhynchonella racovitzae* Joubin.

[*Rhynchonella grayi* Woodward. — Ähnelt in den meisten Merkmalen der Gattung *Tegulorhynchia* Chapman & Crespin; nur das Stielloch entspricht nicht dieser Gattung, sondern gleicht dem der Gattungen *Aetheia* Thomson und *Basiliola* Dall. Diese Art wurde bei den Fidschi-Inseln gefunden.]

Literatur

Literatur der Ordnung Brachiopoda

Die Literatur über die Brachiopoda wurde zum ersten Male 1886 von Thomas Davidson and W. H. Dalton in der Bibliography of the Brachiopoda zusammengestellt, die als *Vol. VI.* von *a Monograph of the British fossil Brachiopoda, Palaeontographical Society, London 1886* erschienen ist. In dieser Bibliographie sind die weitaus meisten Veröffentlichungen über *rezente und fossile Brachiopoda* enthalten. Einen Nachtrag lieferte 1927 J. Allan Thomson in Brachiopod Morphology and Genera (recent and tertiary), *New Zealand Board of Science and Art, Manuel No. 7, Wellington,* der jedoch nicht die erforderliche Vollständigkeit bietet wie das alte Werk.

Die nachstehende Zusammenstellung soll nur die wesentlichen Veröffentlichungen aufführen.

A. Hancock (1859) On the organization of the Brachiopoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. 148, Seite 791 bis 869, Tafel LII bis LXVI.*

Fritz Müller (1860) Beschreibung einer Brachiopodenlarve. *Müllers Archiv für Anatomie und Physiologie, Seite 72 bis 80, Tafel I B.*

H. Lacaze-Duthiers (1861) Histoire naturelle des Brachiopodes vivants de la Méditerranée, Ire Monographie. Histoire naturelle de la Thécidie (Thecidium mediterraneum). *Annales des Sciences naturelles. Quatrième Série. Zoologie. Tome XV, Seite 259 bis 330, Tafel I bis V.*

Fritz Müller (1861) Die Brachiopodenlarve von Santa Catharina. Zweiter Beitrag. *Archiv für Naturgeschichte, Seite 53 bis 56.*

Edward S. Morse (1871 bis 1878) On the Early Stages of Terebratulina septentrionalis (Couthouy). *Memoirs read before the Boston Society of Natural History; being a new series of the Boston Journal of Natural History. Volume II, Seite 29 bis 39, Tafel I und II. Boston.*

EDWARD S. MORSE (1871 bis 1878) Embryology of Terebratulina. *Memoirs read before the Boston Society of Natural History; being a new series of the Boston Journal of Natural History. Volume II, Seite 249 bis 264, Tafel VIII und IX. Boston.*

A. O. KOWALEWSKY (1874) Beobachtungen über die Entwicklung der Brachiopoda (Titel russisch). *Moskwa.*

W. K. BROOKS (1879) The Development of Lingula and the Systematic Position of the Brachiopoda. *John Hopkins University, Chesapeake Zoological Laboratory, Scientific Results of the Session of 1878, Volume 1, Seite 35 bis 112, Tafel 1 bis 6.*

J. F. VAN BEMMELEN (1882) Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda und Testicardinia. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Sechzehnter Band, Neue Folge, Neunter Band, Seite 88 bis 161.*

W. H. CALDWELL (1883) Preliminary Note on the Structure, Development, and Affinities of Phoronis. *Proceedings of the Royal Society of London. From April 20, 1882, to January 25, 1883, Vol. XXXIV, Seite 371 bis 383, two diagrams. London.*

ARTHUR E. SHIPLEY (1883) On the Structure and Development of Argiope. *Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel, zugleich ein Repertorium für Mittelmeerkunde, Vierter Band, Seite 494 bis 520, Tafel 39 und 40. Leipzig.*

M. A. SCHULGIN (1885) Argiope Kowalevskii. (Ein Beitrag zur Kenntnis der Brachiopoden). *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Einundvierzigster Band, Seite 116 bis 141, Tafel VII und IX; Leipzig.*

H. G. BEYER (1886) A Study of the Structure of Lingula (Glottidia) pyramidata Stim. (Dall). *John Hopkins University, Baltimore. Studies from the Biological Laboratory, Volume III, 1884 bis 1887, Seite 227 bis 265, Tafel XIV bis XVII.*

L. JOUBIN (1886) Recherches sur l'Anatomie des Brachiopodes Inarticulés. *Archives de Zoologie expérimentale et générale. Deuxième série. Tome 4, Seite 161 bis 303.*

THOMAS DAVIDSON (1886 bis 1888) A Monograph of Recent Brachiopoda. *The Transactions of the Linnean Society of London, Second series, Volume IV, Zoology Part I, Seite 1 bis 74, Tafel I bis XIII, 1886; Part II, Seite 75 bis 182, Tafel XIV bis XXV, 1887; Part III, Seite 183 bis 248, Tafel XXVI bis XXX, 1888. London.*

L. JOUBIN (1887) Note sur l'anatomie des Brachiopodes articulés. *Bulletin de la Société zoologique de France pour l'année 1887, Douzième Volume, Seite 119 bis 126, Tafel 1, Figur 1 bis 4. Paris.*

D. P. OEHLERT (1887) Brachiopodes. *P. Fischer, Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique, Seite 1189 bis 1334, Figur 892 bis 1138, Tafel 15. Paris.*

CHARLES E. BEECHER (1891) Development of the Brachiopoda. Part I. Introduction. *The American Journal of Science, Third Series, Volume XLI [Whole Number, CXLI, No. 244, April 1891, Seite 343 bis 357, Tafel XVII. New Haven.*

PH. FRANÇOIS (1891) Choses de Nouméa. II. Observations biologiques sur la Lingules. *Archives de Zoologie expérimentale et générale. Deuxième série, tome neuvième, Seite 229 bis 245, Paris.*

CHARLES E. BEECHER (1892) Development of the Brachiopoda. Part II. Classification of the Stages of Growth and Decline. *The American Journal of Science, Third Series, Volume XLI [Whole Number, CXLI], No. 260, August 1892, Seite 133 bis 155, Tafel I. New Haven.*

F. BLOCHMANN (1892) Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. I. Die Anatomie von Crania anomala O. F. Müll. *Seite 1 bis 65, Tafel I bis VII. Jena.*

L. JOUBIN (1892) Recherches sur l'anatomie de Waldheimia venosa (Sol.). *Mémoires de la Société zoologique de France pour l'année 1892, Tome V, part. 4, Seite 554 bis 583, 6 Figuren. Paris.*

JAMES HALL and JOHN M. CLARKE (1892, 1894) An Introduction to the Study of the Brachiopoda intended as a Hand Book for the Use of Students. *University of the State of New York. New York State Museum. Part I: Forty-fifth Annual Report of the Regents. For the Year 1891, Seite 449 bis 616. Albany 1892. — Part II: Forthy-seventh Annual Report of the Regents. For the Year 1893, Seite 943 bis 1137. Albany 1894.*

T. EKMAN (1896) Beiträge zur Kenntniss des Stieles der Brachiopoden. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Zweiundsechzigster Band, Seite 169 bis 249. Leipzig.*

J. H. ASHWORTH (1897) On Larvae of Lingula and Pelagodiscus (Discinisca). *Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. LI, Seite 45 bis 69, Tafel IV und V.*

YVES DELAGE, EDGARD HÉROUARD (1897) Traité de Zoologie Concrète. Tome V. Les Vermidiens. *Paris.*

F. BLOCHMANN (1898) Die Larve von Discinisca (die Müller'sche Brachiopodenlarve). *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Thiere, Elfter Band, Seite 417 bis 426, Tafel 31. Jena.*

F. BLOCHMANN (1900) Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. Zweiter Theil. Die Anatomie von Discinisca lamellosa (Broderip) und Lingula anatina Bruguière. *Seite 67 bis 124, Tafel VIII bis XIX. Jena.*

Conklin, E. G. (1902) The Embryology of a Brachiopod, Terebratulina septentrionalis Couthouy. *Proceedings of the American Philosophical Society, Volume XLI, Seite 41 bis 76, Tafel I bis X. Philadelphia.*

E. Morse (1902) Observations on living Brachiopoda.

Naohidé Yatsu (1902) On the Development of Lingula anatina. *Journal of the College of Science, Imperial University, Tokyo, Japan, Volume XVII, Article 4, Seite 1 bis 112, Tafel I bis VIII.*

Naohidé Yatsu (1902) Notes on Histology of Lingula anatina Brugière. *Journal of the College of Science, Imperial University, Tokyo, Japan, Volume XVII, Article 5, Seite 1 bis 29, Tafel I bis II.*

F. Blochmann (1908) Zur Systematik und geographischen Verbreitung der Brachiopoden. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band XC, Seite 596 bis 644, 5 Tafeln und 6 Figuren im Text. Leipzig.*

Hanns Plenk (1913) Die Entwicklung von Cistella (Argiope) neapolitana. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden (1. Mitteilung). *Arbeiten aus den zoologischen Instituten der Universität Wien und der zoologischen Station in Triest, XX, Seite 93 bis 107, 1 Tafel. Wien.*

Frederick Chapman (1914) Notes on Shell-structure in the genus Lingula, Recent and Fossil. *Journal of the Royal Microscopical Society for the Year 1914, Seite 28 bis 31, Tafel V. London.*

J. H. Orton (1914) On Ciliary Mechanisms in Brachiopods and some Polychaetes, with a Comparison of the Ciliary Mechanisms of the Gills of Molluscs, Protochordata, Brachiopods, and Cryptocephalous Polychaetes, and an Account of the Endostyle of Crepidula and its Allies. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, Volume X (N.S.), 1913 bis 1915, Seite 283 bis 326. Plymouth.*

F. W. Clarke & W. C. Wheeler (1915) The Composition of Brachiopod Shells. *Proceedings of the National Academy of Sciences, Volume I, Seite 262 bis 266. Washington.*

J. H. Ashworth (1917) On Larvae of Lingula and Pelagodiscus (Discinisca). *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Vol. LI, Seite 45 bis 69, Tafel IV und V. Edinburgh.*

J. B. Collip (1920) The alkali reserve of marine fish and invertebrates. The excretion of carbon dioxide. (From the Marine Biological Station, Departure Bay, Canada.) *The Journal of Biological Chemistry, Volume XLIV, Seite 331 bis 333, 340 bis 342. Baltimore.*

Cl. Leidhold (1922) Rhynchonella doederleini Davidson, eine kritische Brachiopoden-Untersuchung. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilage-Band 45, Seite 423 bis 470, Tafel XI bis XV, 1 Textfigur. Stuttgart.*

W. J. Schmidt (1924) Die Bausteine des Tierkörpers im polarisierten Lichte. *Bonn.*

C. Schaeffer (1926) Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Brachiopodengattung Lingula. *Acta Zoologica, Band 7, Seite 329 bis 402, Stockholm.*

Marcel Prenant (1928) Notes histologiques sur Terebratulina caput-serpentis L. *Bulletin de la Société zoologique de France, cinquante-troisième Volume, Seite 113 bis 125, 5 Figuren. Paris.*

M. Heller (1931) Über die exkretorische Tätigkeit der Brachiopoden. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie, Band 24, Seite 238 bis 258, Berlin.*

Einar Lönnberg & H. Hellström (1932) Zur Kenntnis der Carotinoide bei marinen Evertebraten. *Arkiv för Zoologi, Band 23, A, Hälfte 4, Seite 1 bis 74, 2 Figuren im Text. Stockholm, Berlin, Paris.*

G. Stiasny (1933) Verzeichnis der Brachiopoden-Sammlung des Naturhistorischen Reichsmuseums in Leiden. *Zoologische Mededeelingen, Deel XV, Seite 129 bis 148.*

G. Stiasny (1934) Nachtrag zum Verzeichnis der Brachiopoden-Sammlung des Naturhistorischen Reichsmuseums in Leiden. *Zoologische Mededeelingen, Deel XVII, Seite 64 bis 66.* »Das interessanteste Stück der Sammlung ist ein gut erhaltenes Exemplar von *Trigonosemus pectiniformis* (von Buch), das am Strande von Katwijk—Wassenaar zwischen recenten angespülten Molluscenschalen im Sande gefunden wurde, eine Form, die bisher nur fossil, besonders aus dem Senon von Maastricht bekannt ist und oberhalb der Kreide bisher nicht nachgewiesen wurde« (Stiasny 1933, Seite 129 und 142 bis 143). Unzweifelhaft handelt es sich hier um ein gut erhaltenes fossiles Exemplar auf tertiärer Lagerstätte.

E. Senn (1934) Die Geschlechtsverhältnisse der Brachiopoden, im besonderen die Spermato- und Oogenese der Gattung Lingula. Mit phylogenetischen Ausblicken. *Acta Zoologica, Band 15, Seite 1 bis 154, Figur 1 bis 64, Stockholm.*

Thilo Krumbach (1937) Grundzüge der Form und Formgeschichte der Vermes Oligomera. — Ein Versuch. *Handbuch der Zoologie. Dritter Band, Zweite Hälfte, Seite (5) 7 bis (5) 64. Berlin.*

Register

Die Zahlen bedeuten die Seiten, die mit * versehenen die Figuren. — Häufig wiederkehrende Termini technici sind durch folgende Sigel ersetzt worden:

+ = Erforschungsgeschichte, □ = Klassifikation, ⊗ = Physiologie, ○ = Stammesgeschichte, ⊙ = Verbreitung.

Das Brachiopoden-Material der Deutschen Tiefsee-Expedition hat erstmalig den Weichkörper einer *Cryptopora* Jeffreys der Untersuchung zugängig gemacht. Da sich bei diesen Tieren (trotz der weitgehenden Ähnlichkeit der Hartteile mit denen der *Rhynchonellidae*) nur 1 Paar Exkretions-Organe findet im Gegensatz zu den 2 Paaren der *Rhynchonellidae*, so werden künftig die *Dimerellidae* mit der einzigen rezenten Gattung *Cryptopora* Jeffreys als selbständige Familie zwischen die *Terebratulidae* und *Rhynchonellidae* einzuordnen sein. — Im gleichen Material ist eine bisher weder rezent noch fossil bekannt gewordene Brachiopoden-Familie enthalten, die zwischen die *Craniidae* und *Terebratulidae* zu stellen ist.

VIERTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Progoneata — Chilopoda — Insecta 1

1930. Quart. Mit 945 Figuren. XVI, 892 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 96.—, in Halbleder gebunden Rm. 105.—

VIERTER BAND · ZWEITE HÄLFTE · ERSTER TEIL

Insecta 2

1936. Quart. Mit 905 Figuren. XIV, 836 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 104.50, in Halbleder gebunden Rm. 114.—

VIERTER BAND · ZWEITE HÄLFTE · ZWEITER TEIL

Insecta 3

1938. Quart. Mit 935 Figuren. XVI, 1028 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 150.—, in Halbleder gebunden Rm. 160.—

FÜNFTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Solenogastres — Mollusca — Echinoderma

1. Lieferung: Bogen 1— 6 (S. 1— 96). 1925. Subskriptionspreis Rm. 10.—
2. Lieferung: Bogen 7—11 (S. 97—176). 1926. Subskriptionspreis Rm. 8.40
3. Lieferung: Bogen 12—16 (S. 177—256). 1926. Subskriptionspreis Rm. 8.—

FÜNFTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Tunicata

1. Lieferung: Bogen 1— 6 (S. 1— 96). 1933. Subskriptionspreis Rm. 12.—
2. Lieferung: Bogen 7—12 (S. 97—192). 1933. Subskriptionspreis Rm. 12.—
3. Lieferung: Bogen 13—17 (S. 193—272). 1934. Subskriptionspreis Rm. 10.—
4. Lieferung: Bogen 18—25 (S. 273—400). 1935. Subskriptionspreis Rm. 16.—
5. Lieferung: Bogen 26—34 (S. 401—544). 1935. Subskriptionspreis Rm. 18.—
6. Lieferung: Bogen 35—42 (S. 545—672). 1937. Subskriptionspreis Rm. 18.—

SECHSTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Acrania (Cephalochorda) — Cyclostoma — Ichthya

1. Lieferung: Bogen 1— 7 (S. 1—112). 1929. Subskriptionspreis Rm. 12.—
2. Lieferung: Bogen 8—13 (S. 113—208). 1933. Subskriptionspreis Rm. 12.—
3. Lieferung: Bogen 14—21 (S. 209—336). 1933. Subskriptionspreis Rm. 16.—
4. Lieferung: Bogen 22—28 (S. 337—448). 1934. Subskriptionspreis Rm. 14.—
5. Lieferung: Bogen 29—35 (S. 449—560). 1935. Subskriptionspreis Rm. 14.—

SECHSTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Amphibia

1. Lieferung: Bogen 1— 7 (S. 1—112). 1930. Subskriptionspreis Rm. 15.—
2. Lieferung: Bogen 8—13 (S. 113—208). 1931. Subskriptionspreis Rm. 13.—

SIEBENTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Sauropsida: Allgemeines — Reptilia

1. Lieferung: Teil (2) Bogen 1— 8 (S. 1—128). 1931. Subskription Rm. 16.—
2. Lieferung: Teil (2) Bogen 9—14 (S. 129—224). 1932. Subskription Rm. 12.—
3. Lieferung: Teil (2) Bogen 15—20 (S. 225—320). 1937. Subskription Rm. 14.—

SIEBENTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Sauropsida: Aves

1934. Quart. Mit 944 Figuren. XI, 899 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 104.—, in Halbleder gebunden Rm. 114.—

Printed in Germany

Metzger & Wittig, Leipzig

HANDBUCH DER ZOOLOGIE

EINE NATURGESCHICHTE DER STÄMME DES TIERREICHES

GEGRÜNDET VON

DR. WILLY KÜKENTHAL

GEHEIMEM REGIERUNGSRAT
WEILAND O. Ö. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT BERLIN

UNTER MITARBEIT
ZAHLREICHER FACHGELEHRTEN

HERAUSGEGEBEN VON

DR. THILO KRUMBACH

(INSTITUT UND MUSEUM FÜR MEERESKUNDE DER UNIVERSITÄT BERLIN NW 7)

DRITTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Chelicerata – Pantopoda – Onychophora Vermes Oligomera

Bearbeitet von

Dr. Max Beier in Wien, Dr. Birger Bergersen in Oslo, Prof. Dr. Hjalmar Broch in Oslo (Norwegen), Prof. Dr. Carl J. Cori in Prag, Prof. Dr. Ulrich Gerhardt in Halle a. d. Saale, Prof. Dr. Hermann Helfer in Berlin, Dr. Johann-Gerhard Helmcke in Berlin, Prof. Dr. C. J. van der Horst in Johannesburg (Südafrika), Dr. Alfred Kästner in Stettin, Prof. Dr. Thilo Krumbach in Berlin, Dr. Hermann Grafen Vitzthum in Berlin und Oberregierungsrat Dr. Friedrich Zacher in Berlin

FÜNFZEHNTE LIEFERUNG

(Teil 5) Bogen 17 bis 23 (Seite 263—374)

Dieser Band erscheint in 9 Teilen, die unabhängig von der endgültig beabsichtigten Reihenfolge ausgegeben werden

Abgeschlossen am 20. Mai 1941



BERLIN 1941

WALTER DE GRUYTER & CO.

VORMALS G. J. GÖSCHENSCHE VERLAGSHANDLUNG - J. GUTTENTAG, VERLAGSBUCHHANDLUNG - GEORG REIMER - KARL J. TRÜBNER - VEIT & COMP.

Bisher sind erschienen:

ERSTER BAND

Protozoa — Porifera — Coelenterata — Mesozoa

1925. Quart. Mit 868 Figuren. XIV, 1060 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 65.—, in Halbleder gebunden Rm. 75.—

ZWEITER BAND · ERSTE HÄLFTE

Vermes Amera:

Plathelminthes: Turbellaria · Trematoda · Cestoidea · Nemertini.
Nemathelminthes: Rotatoria · Gastrotricha · Kinorhyncha · Nematodes · Nematomorpha · Acanthocephala.
Kamptozoa (Bryozoa entoprocta).

1933. Quart. Mit 1417 Figuren. XIII, 1392 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 159.—, in Halbleder gebunden Rm. 169.—

ZWEITER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Vermes Polymera:

Archiannelida · Polychaeta · Clitellata

Priapulida — Sipunculida — Echiurida

1934. Quart. Mit 806 Figuren. XX, 874 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 109.—, in Halbleder gebunden Rm. 119.—

DRITTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Tardigrada — Pentastomida — Myzostomida
Arthropoda: Allgemeines — Crustacea

1927. Quart. Mit 1172 Abbildungen. XVI, 1156 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 127.—, in Halbleder geb. Rm. 137.—

DRITTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

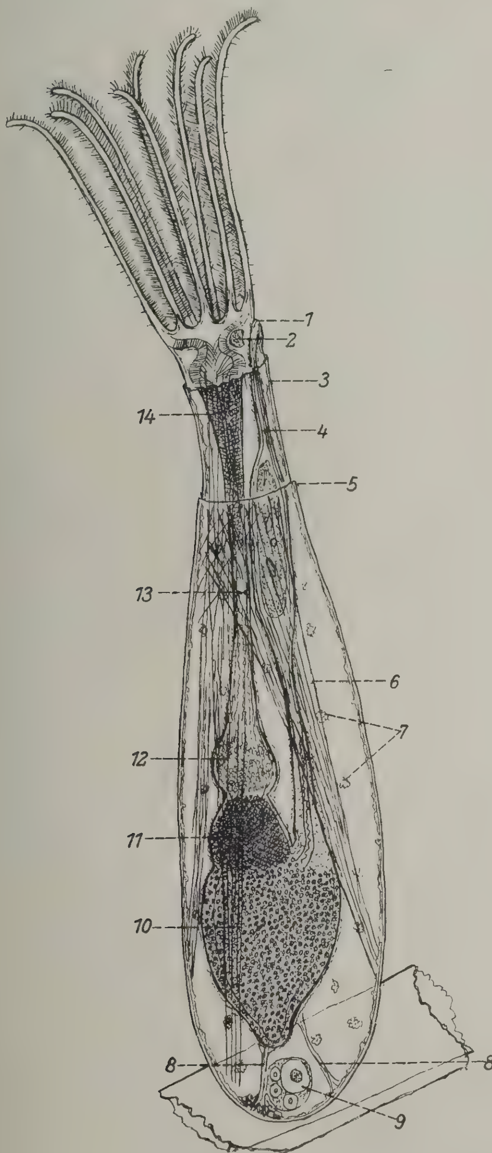
Chelicerata — Pantopoda — Onychophora — Vermes Oligomera

1. Lieferung: Teil (3) Bogen 1–10 (S. 1–160). 1931. Subskriptionspreis Rm. 20.—
2. Lieferung: Teil (8) Bogen 1– 2 (S. 1– 32). 1932.
Teil (9) Bogen 1– 3 (S. 1– 48). 1932. Subskriptionspreis Rm. 10.—
3. Lieferung: Teil (1) Bogen 1– 2 (S. 1– 32). 1932.
Teil (4) Bogen 1– 4 (S. 1– 64). 1932. Subskriptionspreis Rm. 12.—
4. Lieferung: Teil (2) Bogen 1– 6 (S. 1– 96). 1932. Subskriptionspreis Rm. 12.—
5. Lieferung: Teil (2) Bogen 7–12 (S. 97–192). 1932. Subskriptionspreis Rm. 12.—
6. Lieferung: Teil (4) Bogen 5– 9 (S. 65–138) und
Teil (5) (S. 1– 6). 1933. Subskriptionspreis Rm. 10.—
7. Lieferung: Teil (2) Bogen 13–18 (S. 193–288). 1933. Subskriptionspreis Rm. 12.—
8. Lieferung: Teil (1) Bogen 3– 6 (S. 33– 96). 1935. Subskriptionspreis Rm. 8.—
9. Lieferung: Teil (2) Bogen 19–24 (S. 289–384). 1935. Subskriptionspreis Rm. 12.—
10. Lieferung: Teil (5) Bogen 1– 8 (S. 7–134). 1936. Subskriptionspreis Rm. 18.—
11. Lieferung: Teil (2) Bogen 25–31 (S. 385–496). 1937. Subskriptionspreis Rm. 16.—
12. Lieferung: Teil (2) Bogen 32–41 (S. 497–656). 1938. Subskriptionspreis Rm. 22.—
13. Lieferung: Teil (5) Bogen 9–16 (S. 135–262). 1938. Subskriptionspreis Rm. 18.—
14. Lieferung: Teil (1) Bogen 7–15 (S. 97–240). 1940. Subskriptionspreis Rm. 20.—
15. Lieferung: Teil (5) Bogen 17–23 (S. 263–374). 1941. Subskriptionspreis Rm. 16.—

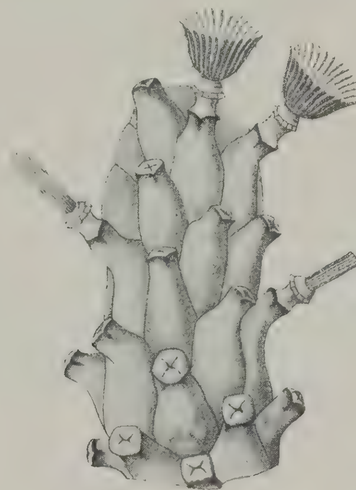
3. Ordnung der Tentaculata:
BRYOZOA

(Von CARL J. CORI in Prag, Deutsche Karls-Universität)

(Synonyma: Polyzoa J. V. Thomson 1830; Bryozoa oder Moostierchen Ehrenberg 1831; Ciliobrachiata A. Farre 1837; Molluscan Zoophytes oder Zoophyta ascidioidea G. Johnston 1838; Molluscoidea M. H. Milne Edwards 1838; Polypes tuniciens M. H. Milne Edwards 1839)

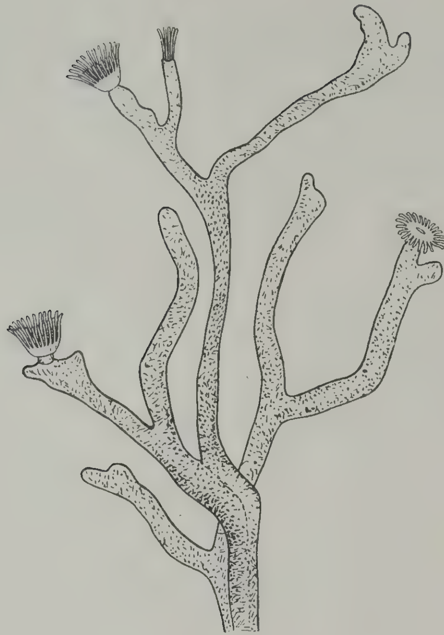


Figur 272.

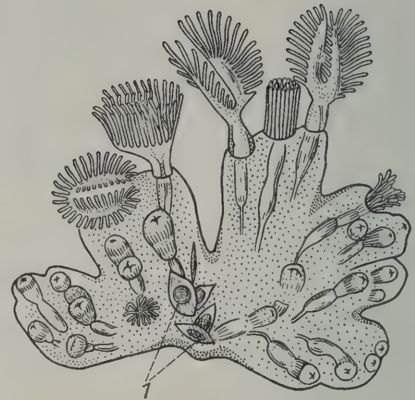


Figur 273. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Pherusa tubulosa* J. Ellis & D. Solander: *Stück des Zoariums in Frontalansicht.* Auf kleiner Fläche sind als Ergebnis der Vermehrung durch Knospung zahlreiche Zoiden dicht nebeneinander angeordnet. Vergrößerung 18-fach. (Nach H. Prouho 1892)

Figur 272. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *Übersicht der Anatomie eines Zoids.* (*1*) After; (*2*) Zerebralganglion; (*3*) Colare; (*4*) Enddarm; (*5*) Mündung; (*6*) Rückzieh-Muskel; (*7*) Amöbozyten; (*8*) Funiculus; (*9*) Ovarium; (*10*) Blindsack des Magens; (*11*) Kau-Magen; (*12*) Kropf; (*13*) Speiseröhre; (*14*) Schlund.
Vergrößerung 50-fach. (Original)



Figur 274. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Fredericella sultana* J. F. Blumenbach. *Die hirschhornförmige Verzweigung des Zoariums ist charakteristisch für diese Gattung.* Lophophor-Arme sind nur angedeutet. Vergrößerung 5-fach. (Nach K. Kraepelin 1887)



Figur 275. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *aus dem sackförmigen Zoarium ragen die Zoide als lappige Abschnitte hervor; Knospen in verschiedenen Graden der Entwickelung* liegen der Leibeswand an. Die Tentakel-Krone zeigt wohlentwickelte Lophophor-Arme. (*1*) Statoblasten mit zugespitzten Polen als artspezifische Prägung. Vergrößerung 7-fach. (Nach K. Kraepelin 1887)

Statt Definition

Grundeigenschaften des Baues, der Entwickelung und der Lebensweise der Bryozoa. — Die Bryozoa sind urtümliche, wurmartige Tiere mit zölomatischem und symmetrischem Bau, die eine festsitzende Lebensweise führen und Tier-Stöcke bilden (Figur 272 bis 275).

An ihrem Körper lassen sich nur 3 Abschnitte unterscheiden: *das Prosoma* oder der Vorderleib, *das Mesosoma* oder der Mittelleib und *das Metasoma* oder der Hinterleib.

Auf Grund dieser Eigenschaften werden sie dem Unterstamm der ***Vermes oligomera*** eingeordnet.

Das Prosoma ist von sehr geringer Ausdehnung und entspricht dem Acron polymerer Gliederwürmer. Dieser prästomiale Teil ist andeutungsweise die Kopf-Region. Er ist Träger des Mundes, und die vor demselben gelegene Partie der Leibeswand ist der Mutterboden eines supraösophagealen Zerebral- oder Gehirn-Ganglions. Die zugehörige unpaarige Zölom-Kammer, das Prozöl, ist parenchymatös.

Das Mesosoma ist äußerlich durch einen postoralen Tentakel-Kranz gekennzeichnet, der als Strudel-Apparat dem Erwerb der Nahrung und als Atmungs-Organ dient, dazu auch die Reize der Außenwelt aufnimmt. Die zugehörige paarige Zölom-Kammer ist das Mesozöl.

Das Metasoma ist der Träger des Organkomplexes des Zölomaten-Körpers und deshalb die umfangreichste der 3 Körper-Regionen. Die zugehörige paarige Zölom-Kammer ist das Metazöl.

Die Zölomaten-Natur der Bryozoa ist also durch je 1 Zölom-Kammer in Mittel- und Hinterleib begründet, welche Kammern eine meist in Erscheinung tretende Zölothel-Auskleidung besitzen.

Für den Bauplan der Bryozoa ist bestimmend, daß bei dieser Tier-Gruppe das Entomesoderm (imaginales Mesoderm) nur in kärglichem Umfange zur Entwickelung kommt.

Sehr charakteristisch für die Moostierchen ist die Einrichtung, daß Pro- und Mesosoma auf Reize in die Zölom-Kammer des Metasomas zurückgezogen und dadurch geschützt werden können. In diesem Zusammenhange ist der vordere Abschnitt des Hinterleibes zu einem Hals verschmälert, der durch Umkrempelung der Leibeswand im Rumpfe geborgen wird.

Die Leibeswand der Bryozoa ist schwach entwickelt. Sie setzt sich zusammen aus dem Körperwand-Epithel und aus dem Zölothel (der Somatopleura). Das Körperwand-Epithel scheidet eine chitinige oder gallertige Schutzhülle, die als Außenskelett Bedeutung gewonnen hat, aus. Die Zölothelschicht differenziert sich zur Leibeswand-Muskulatur, zum Peritonealepithel und zu den Gonaden.

Das Nerven-System besteht aus einem supraösophagealen Gehirn-Ganglion, aus den mit diesem im Zusammenhang stehenden peripheren Nerven und einem diffusen Neuronennetz. Die große Reizempfindlichkeit und Reaktionsfähigkeit des Pro- und Mesosomas ist durch den Besitz von zahlreichen im Körper-Epithel eingestreuten Sinnes-Zellen bedingt. Eigentliche Sinnes-Organe fehlen aber den Bryozoen.

Am Darmrohr sind — aber nur im physiologischen Sinne — ein Vorder-, ein Mittel- und ein Hinterdarm zu unterscheiden. *Wie bei allen Tentaculata* ist der Darm auch *bei den Bryozoa* zu einer U-förmigen Schleife zusammengebogen. Infolgedessen nimmt der After nicht eine dem Munde oponierte Lage am Hinterende ein, sondern liegt im Gebiete des Metasomas aber nahe dem Vorderende unweit des Mundes. Am Mitteldarm ist keine besondere Mitteldarmdrüse (Leber) entwickelt.

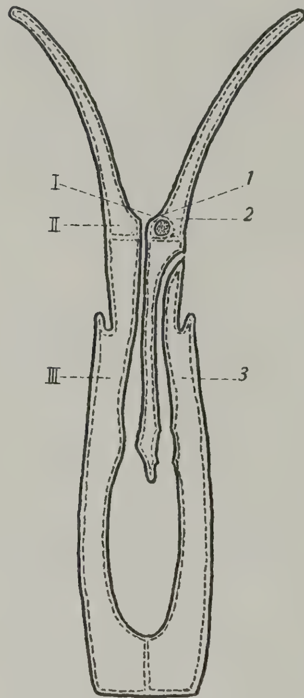
Ein eigentliches Blutgefäß-System fehlt den Moostierchen. Stellvertretend erfüllt die gesamte Leibeshöhlen-Flüssigkeit die Aufgaben des Blutes. Eine Bewimperung des Peritonealepithels unterhält die Zirkulation des Zölom-Liquors und ersetzt damit die Zirkulation von Körpersäften mittels der bei anderen Würmern vorhandenen Gefäße.

Typische Exkretions-Organe mangeln ebenfalls den Bryozoen. Die in vereinzelten Fällen bestehenden Verbindungen der Leibeshöhle mit der Umwelt (Intertentakularorgan, Zölomoporus) berechtigen nicht, als solche gedeutet zu werden. Die Ausscheidung von Exkreten geschieht bei diesen Tieren durch das Epithel der

Tentakel und des Magens. Nur *Cristatella* besitzt ein nierenartiges Organ.

Die Gonaden entstehen als Wucherungen des Peritonealepithels an bestimmten Stellen der Zölom-Kammern des Metasomas.

In der Lebensgeschichte der Bryozoen spielt die ungeschlechtliche Vermehrung durch Knospung eine große Rolle. Daneben findet auch eine geschlechtliche Fortpflanzung durch befruchtete Eier statt, aus welchen *bei den Stelmatopoden* eine *Larve vom Typus der Trochophora* hervorgeht. Diese setzt sich an der Unterlage fest und verwandelt sich zum Bryozoon, das ein Protostomier ist.



Figur 276. Vermes oligomera: Bryozoa. — *Schema der Regionen des Körpers eines Stelmatopoden.* (*I, II, III*) bedeuten die Zölom-Kammern, (*1, 2, 3*) die Abschnitte des Körpers. Die Zölom-Kammer *I* des Vorderkörpers ist abortiv und auch der Vorderkörper (Kopf-Region) (*1*) ist nur durch das Gebiet für die Bildung des Zerebralganglions angedeutet. (Original)

Die Fähigkeit der Regeneration ist vorhanden.

Dank der bei den Bryozoa zur Ausbildung gelangenden Chitin-Hülle (dem Panzer) *sind sehr viele Vertreter dieses Tier-Typus* aus früheren Epochen der Erdgeschichte auf uns *als Fossilien überkommen.* Sie geben Zeugnis für das hohe Alter dieses Tier-Typus.

Orientierung des Körpers

Die Regionen des Körpers stimmen bei den Stelmatopoda und den Lophopoda überein. Das Vorderende wird durch die Tentakel-Krone gekennzeichnet. Der Gegenpol der Körperachse ist das Hinterende. Von einer Bauch- und Rückenseite kann man bei den Bryozoen aus anatomischen Gründen nicht sprechen. Denn beim Vergleich mit anderen Zölomaten würde nämlich das Körper-Gebiet vom Munde über das Hinterende bis zum After als Ventralseite und die kurze Strecke zwischen Mund und After über das Bereich des Zerebralganglions hinweg die Dorsalseite sein. Zur Verständigung über die Körperseiten erweist sich folgende Nomenklatur unmißverständlich. Die Region des Körpers unterhalb des Mundes sei die orale, die Seite dagegen, wo der After liegt, die anale. Wenn in der Literatur von der Ventralseite gesprochen wird, so ist nach der vorliegenden Benennung die Oralseite gemeint und die Dorsalseite entspräche der analen Seite des Körpers. Beim Darm kann das Zerebralganglion sozusagen als Nullpunkt dienen. Es wäre dann die dem Gehirn-Ganglion zugekehrte Seite als die neurale, die abgekehrte als die abneurale zu bezeichnen. Der Darmschenkel mit der Mundöffnung ist der orale, der andere mit dem After der anale. Über das Rechts und Links des Körpers besteht bei dem bilateral-symmetrischen Bau der Moostiere kein Zweifel (Figur 276).

* * *

Da in der folgenden Darstellung der Entwickelungsgeschichte und des Baues der Bryozoen notwendigerweise Vertreter verschiedener Unterordnungen, Familien und so weiter genannt werden müssen, erscheint es zweckmäßig, die systematische Einteilung wenigstens in den Grundlagen vorweg zu kennzeichnen. Ausführlicher geschieht dies in einem besonderen Abschnitt zum Schlusse dieses Beitrages. Klassifikation, vorläufige Übersicht

Innerhalb der Ordnung der Bryozoa lassen sich 2 Entwickelungs-Reihen, nämlich die Stelmatopoda oder Gymnolaemata und die Lophopoda oder Phylactolaemata unterscheiden.

A. **Stelmatopoda, Gymnolaemata.** Die Stelmatopoda sind fast durchweg Meeresbewohner. Bei ihnen sind die Tentakel in Form eines Kreises um den Mund angeordnet und dieser entbehrt einer Klappe, eines Epistoms. Aus dem befruchteten Ei geht eine freischwimmende Larve hervor, die auf den Typus einer Trochophora-Larve zurückgeführt werden kann. Die Einzel-Individuen sind durch Scheidewände voneinander gesondert.

1. Cyclostomata. Als äußeres Merkmal tritt die Röhren-Form des Einzel-Individuums hervor. Die Leibeswand ist durch Verkalkung starr. Den Verschluß der terminalen Mündung der Wohnröhre bewirkt eine elastische Membran, die ihre zentrale Öffnung nach Art einer Iris erweitern und schließen kann. In bezug auf die innere Anatomie ist eine nur dieser Unterordnung zukommende Einrichtung zur Entfaltung der Tentakel-Krone eigentümlich. Der Darm ist von einem membranösen Sack umhüllt. Die Entwickelung der Geschlechts-Produkte erfolgt in eigenen für den Zweck umgebildeten Individuen.

2. Cheilostomata. Die Einzel-Individuen sind kästchen-, blasen- oder röhrenförmig. Die Öffnung zum Vorstrecken der Tentakel-Krone liegt subterminal und wird durch einen beweglichen Deckel verschlossen. Durch Umbildung von Normal-Individuen entstehen die Avikularien und Vibrakularien, die der Abwehr dienen.

3. Ctenostomata. Die Einzel-Individuen sind röhrenförmig; das Außenskelett ist nie verkalkt. Die Öffnung zum Vorstrecken der Tentakel-Krone liegt terminal und wird bei eingezogenem Vorderende durch eine kragenartige Membran abgeschlossen.

B. **Lophopoda, Phylactolaemata.** Die zahlreichen Tentakel sind auf dem Grundriß eines Hufeisens angeordnet und entspringen von armartigen Teilen (Lophophor-Armen). Der Mund ist durch das klappenartige Epistom verschließbar. Die Einzel-Individuen sind durch unvollständige Scheidewände getrennt oder solche fehlen. Sie sind Bewohner des Süßwassers.

* * *

Die Naturforscher des 17ten und 18ten Jahrhunderts, welche sich mit der Fauna der niederen Tiere des Meeres und des Süßwassers beschäftigten, haben bereits Tierformen, die als Bryozoen anzusprechen sind, beschrieben und von ihnen Habitusbilder in ihren Werken gebracht. Um nur einige wenige Beispiele anzuführen sei auf N. Imperato (1672), N. Gualtieri (1742) John Ellis (1756) und auf Filippo Cavolini (1785) verwiesen (Figur 277 bis 280). Erforschungs-Geschichte

Diese Epoche ist dadurch charakterisiert, daß äußerlich ähnlich aussehende Tierformen in Unkenntnis ihrer Organisation zusammengestellt wurden, wie dies beispielsweise für Hydroidpolypen und Bryozoen gilt. Dies Vorgehen wird verständlich, wenn man bedenkt, daß für die Ausführung von Beobachtungen nur wenig gute Lupen mit geringer Vergrößerungskraft an optischen Hilfsmitteln zur Verfügung standen. Ellis

632 *DELL' HIST. NATVRALE*

PORO ANGVINO, ALTRIMENTE ADARCE,
si concrea nell' acque salse oue sia il mar quieto, d' intorno l' alga, & altri corpi si ritroua appo noi nel mar Morto, sotto Baia.



Figur 277.



Figur 278.



Figur 279.

Figur 277. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Calpensia nobilis* E. I. C. Esper: Die älteste Abbildung von krustenbildenden marinen Bryozoen-Kolonien, die unter dem Namen »*Poro anguino*« oder »*Adarca*« bereits von Plinius als Heilmittel bei Zahnleiden erwähnt wurden. Die Ansiedlung *der Calpensia* erfolgt häufig — so wie hier — um die basalen Abschnitte von *Posidonia.* (Nach F. Imperato 1599)

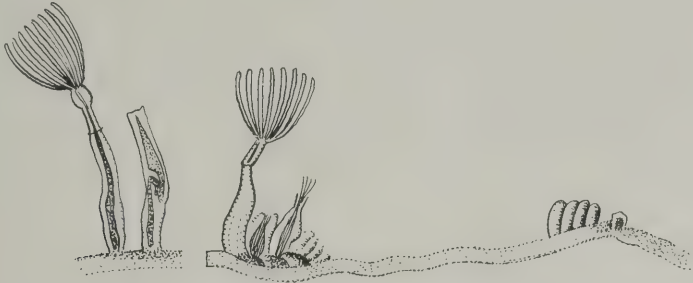
Figur 278. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Schizoporella spongites* P. S. Pallas: *eine Bryozoen-Art, deren kalkige Krusten in der Heilkunde des Mittelalters als* »*Porus anguinus*« *Verwendung fanden.* Die Abbildung ist dem Werke N. Gualtieri, Index Testarum Conchiolorum, Florentiae 1742, entnommen. (Nach S. F. Harmer 1930)

Figur 279. Vermes oligomera: Bryozoa (Cyclostomata). — *Crisia eburnea* C. von Linné: *unter dem Namen* »*Corallines*« (*Corallina cellifera*) hat J. Ellis (1756) *eine naturwahre Abbildung des Außenskelettes von Crisia gegeben.* Vergleiche Figur 520.
Natürliche Größe und 6-fach vergrößert

nannte die von ihm abgebildeten Moostierchen Coralline celluleuse, articule, Cavolini dagegen Sertolara. Beide Forscher bewerteten also ihre Objekte als Cnidaria-Polypen. Immerhin hatte Cavolini bereits Gattungsnamen geschaffen, wie *Cellepora, Flustra und andere,* die bis heute Geltung behalten haben. Die Tiernatur *des letzterwähnten Genus* stellten Jean André Peyssonnel und Bernard de Jussieu

(1741) fest. In bezug auf die Kenntnisse der Naturforscher dieser Periode betreffend die Moostiere sei auf die interessante Studie von S. F. HARMER (1930 Liste 75 bis 92) verwiesen.

Mit der Verbesserung des Mikroskopes im Beginn des 19ten Jahrhunderts vertieften sich zusehends die Kenntnisse vom inneren Bau der niederen Tiere. Das Ergebnis dieser Bemühungen nicht weniger Forscher durch einige Jahrzehnte war die Scheidung aller der bisher als »Polypen« bezeichneten Tiere in die Gruppe, die heute als Nesseltiere bewertet werden und in eine 2te Abteilung, die J. V. THOMSON (1830) unter dem Namen Polyzoa und fast zur selben Zeit CHR. G. EHRENBERG (1831) als Bryozoa oder Moostierchen zusammengefaßte. So wurden also zölomatische Tiere aus dem Kreise der Coelenterata herausgelöst. Das bedeutete in der Erkenntnis einen großen Fortschritt.



Figur 280. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Coralline à lentes* J. Ellis. Synonym: *Sertularo lendinosa* F. Cavolini und *Amathia lendigera* C. von Linné. Nach F. Cavolini (1785). Diese und andere Abbildungen lassen erkennen, daß der Forscher seine Beobachtungen vielfach an lebenden Objekten angestellt haben muß und er schon einen tieferen Einblick in den inneren Bau der marinen Tiere gewonnen hatte. J. Ellis und F. Cavolini ergänzen sich als zeitgenössische Forscher der niederen Tiere insofern, als der erstgenannte die Fauna der englischen Küste, Cavolini die des Mittelmeeres zum Gegenstand des Studiums nahm. Vergrößerung 3-fach.

Der Name Polyzoa, »Vieltierchen«, bezieht sich auf den Verband zahlreicher Einzel-Individuen zu Tier-Stöcken. Scharf abgrenzend ist dieser Ausdruck wohl nicht, da er ebensogut für Kolonien von Cnidariern, Ascidien und andere anwendungsberechtigt wäre. Aber in der englischen Literatur hat er sich allgemein eingebürgert. Die Bezeichnung Bryozoa oder Moostierchen stützt sich vom Standpunkt der Namengebung auf den Vergleich mit Moospflänzchen. Auch dieser Name ist nicht ganz zutreffend. Er hat sich vorwiegend im deutschen Literaturkreis Geltung verschafft. Nicht uninteressant für die Auffassung EHRENBERGS über die Stellung der Moostierchen im System ist übrigens die von ihm ebenfalls gebrauchte zweite Bezeichnung als »doppelmündige Korallentierchen«.

Die Termini »Ciliobrachiata« von A. FARRE (1837) und »Polypes tuniciens« von M. H. MILNE EDWARDS (1838) haben sich nicht durchgesetzt.

Andeutungen über die Auffassung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Bryozoa (Polyzoa) *zu anderen Tiertypen-Gruppen* enthalten die Bezeichnungen: »Molluscan zoophytes«, »Zoophyta ascidioidea« (G. JOHNSTON 1838 und M. H. MILNE EDWARDS) und Molluscoidea (M. H. MILNE EDWARDS 1838).

Nachdem nun die Verschiedenheiten des Baues der »Polypen« und der »Bryozoen« erkannt war, spornte der große Formenreichtum der Moostierchen zu eifriger Arbeit in der Systematik an. Als Niederschlag dieser Arbeitsrichtung sind eine Reihe von Veröffentlichungen zu betrachten. Von diesen seien erwähnt die systematischen Werke über marine Bryozoen von G. BUSK (1857), von F. A. SMITT (1865) und T. HINCKS (1880) und über Moostierchen des Süßwassers die Monographien von P. J. VAN BENEDEN (1847) und von G. I. ALLMAN (1856). Der Fortschritt in bezug auf die Erschließung des Baues der Bryozoen war ein sehr großer. Die lebenswahren Habitusdarstellungen und die exakten Zeichnungen der Anatomie der genannten Naturforscher läßt schließen, daß indessen wesentlich leistungsfähigere Mikroskope zur Verfügung standen. Der Wert dieser Studien ist unter allen Umständen hoch anzuschlagen, da die gegen Reize hochempfindlichen Moostierchen schwierige Objekte für die Untersuchung sind und damals die Anwendung der Narkose zur Ruhestellung des lebenden Objektes noch unbekannt war.

Von G. J. ALLMAN rührt auch die Scheidung der gesamten Bryozoen her, einerseits in **die Gruppe der Phylactolaemata** (im wesentlichen Bewohner des Süßwassers) und **der Gymnolaemata** (im wesentlichen Bewohner des Meeres) und ihre systematische Einteilung. Allerdings umfaßt sein System *auch die Gattungen Pedicellina* und *Urnatella*, die später als nicht zugehörig ausgeschieden worden sind (siehe Kamptozoa, Handbuch der Zoologie 2. Band 1929).

Eine wesentliche Erweiterung und Begründung der Kenntnisse der Anatomie und Histologie der Bryozoen ist den Veröffentlichungen von H. NITSCHE (1868 bis 1875) zu verdanken, welche sich insbesondere mit der wichtigen Frage der Natur der Knospen und Statoblasten befaßten.

Ein besonderes Verdienst NITSCHES war ferner die Erkenntnis, daß die von J. V. THOMSON und CHR. G. EHRENBERG aufgestellte Gruppe der Polyzoa oder Bryozoa auch Formen umfaßte, die zwar in ihrer Erscheinung Bryozoen ähnlich sind, die sich aber durch die Lage des Afters innerhalb des Kranzes der Tentakel auszeichnen und überhaupt in bezug auf ihren Bau eine Sonderstellung einnehmen. Er benannte die Vertreter dieses kleineren Formenkreises als **Bryozoa entoprocta** zum Unterschied des restlichen Teiles als **Bryozoa ectoprocta,** welchen Namen er durch die Ausmündung des Afters außerhalb des Kreises der Tentakel begründete. Damit war in der Forschungsgeschichte der Moostierchen eine wichtige Feststellung gemacht, aus der aber erst später die richtige Folgerung gezogen wurde.

In dankenswerter Weise haben J. KAFKA (1887) und J. JULLIEN (1889) ein faunistisches Bild, KAFKA über das Vorkommen von Bryozoen in den Gewässern Böhmens und JULLIEN über die Moostierchen des Süßwassers in Frankreich entworfen.

Über die Embryonalentwickelung der gymnolämen Bryozoen hat erstmalig eine umfangreiche Studie J. BARROIS (1877) veröffentlicht. Seine Abbildungen von Larven verschiedener Bryozoen-Genera haben ihren Wert bis heute behalten.

Mit der Entstehung der Knospen bei marinen Moostierchen haben sich speziell befaßt C. B. DAVENPORT (1890, 1891), F. LADEWIG (1900) O. SEELIGER (1890) und E. HERWIG (1913).

In der Reihe der um die Erforschung der Bryozoen besonders verdienten Forscher müssen ferner K. KRAEPELIN (1887) und F. BRAEM (1888 bis 1893) genannt werden. KRAEPELIN legte die Ergebnisse seiner Studien an einem reichen Material von Süßwasser-Bryozoen in einer monographischen Bearbeitung nieder, die neben glänzend ausgeführten Habitusbildern besonders den Feinbau und die Gewebe des Bryozoen-Körpers behandelten.

Den ganzen großen Fragenkomplex nach der Herkunft und der Beschaffenheit der Natur der Bryozoen-Knospen, nach der Entstehung der Gonaden, der Keimblätter und dem Ablauf der Embryonalentwickelung der lophopoden Bryozoen löste F. BRAEM sozusagen in einer restlosen Weise und veröffentlichte seine Beobachtungen in einer Anzahl größerer und inhaltlich wertvoller Publikationen. Sachlich hierher gehört auch die spätere Studie von W. VON BUDDENBROCK (1910) über die Entwickelung der Statoblasten der Bryozoen.

Mit besonderem Interesse sind selbstverständlich Arbeiten über die Metamorphose von Bryozoen aufgenommen worden. Dieser schwer zu beobachtende Vorgang ist nur zweimal verfolgt worden, und zwar durch H. KUPELWIESER (1906) *bei der Larvenform Cyphonautes* und von A. ZSCHIESCHE (1909) *bei der Larve von Alcyonidium mytili.* Über den bemerkenswerten Vorgang der Teilung von Embryonen *bei Crisia* und über die Morphologie von *cheilostomen Bryozoen* veröffentlichte S. F. HARMER (1891 bis 1903) eine Reihe von aufschlußreichen Arbeiten.

Auf Grund jener oben erwähnten Aufstellung des Formenkreises der *Bryozoa entoprocta* durch H. NITSCHE und durch eigene Studien über *die Entwickelung von Pedicellina* unterrichtet, hat B. HATSCHEK (1876, 1888) **die »Entoprocta«** aus dem Kreise der Bryozoa herausgenommen und **den Scoleciden eingeordnet.** Den verbleibenden Rest, das sind **die »Ectoprocta«**, vereinigte er mit den Phoronidea und Brachiopoda in der Klasse der Tentaculata. Durch diese reinliche Trennung von nicht Zusammengehörigem war ein wichtiger Fortschritt in der Erkenntnis der verwandtschaftlichen und stammesgeschichtlichen Beziehungen innerhalb der Bilateria betätigt worden.

Studien über Leistungen des Bryozoen-Körpers gehören erst der jüngsten Zeit an und wurden ausgeführt von A. GERWERZHAGEN (1913) über den feineren Bau des Nerven-Systems von *Cristatella* und von E. MARCUS (1925, 1926) über die Reizbarkeit und Reizreaktionen an *lebenden Meeres- und Süßwasser-Bryozoen.*

Ein Rückblick und eine Zusammenfassung der Geschichte der Erforschung der Moostierchen lehrt folgendes:

In der Zeit vor dem 18ten Jahrhundert war die Tierkunde, besonders gilt dies für die der niederen (wirbellosen) Lebensformen, zum großen Teil durch die Ähnlichkeit der äußeren Erscheinung geleitet gewesen. In diesem Zusammenhange wird es verständlich, daß die Bryozoen für Polypen gehalten und als solche bewertet wurden. Erst das Eindringen in den Bau des Tierkörpers bahnte eine bessere Begründung der Systematik der wirbellosen Tiere an und führte zur Abgrenzung von Tier-Typen und zur Aufstellung von Gattungen und Arten. Unter den Naturforschern im Anfang des 19ten Jahrhunderts taten J. V. THOMSON und CHR. G. EHRENBERG den richtigen Griff mit der Aufstellung der Polyzoa oder der Bryozoa.

In dem Maße als während des ganzen 19ten Jahrhunderts und später auch die Entwickelung der Tiere gepflegt wurde, klärte sich die Einsicht und Beurteilung der Stellung der Bryozoen. Es verging darüber ein ganzes Jahrhundert. Trotzdem sind noch viele Fragen als offene oder der Nachprüfung und Neubearbeitung bedürftig zu bezeichnen. Was wünschenswert wäre, sind monographische Darstellungen — nach dem Muster der F. BORGS — einzelner lehrreicher Formen, die die Eigenschaften guter Typen-Beispiele besitzen, unter Berücksichtigung auch des lebenden Objektes. Sonst ist die Forderung der Gegenwart, Bilder von der Gesamtleistung des Tierkörpers zu geben, eine Aufgabe, die aber kaum erst angeschnitten erscheint.

Einteilung des Stoffes

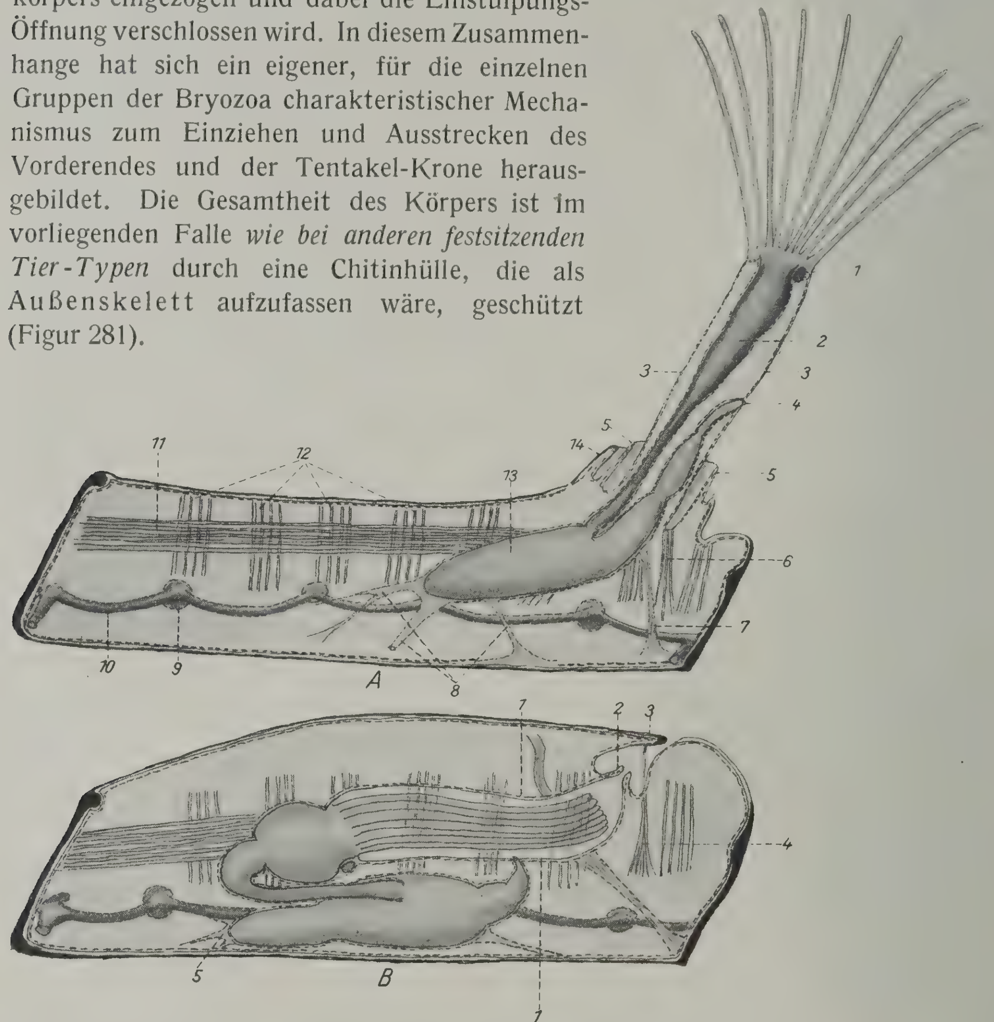
Wie die Erforschungsgeschichte zeigt, wurde mit den Namen Bryozoa, Polyzoa eine Reihe von Tier-Gruppen auf Grund äußerlicher Ähnlichkeit zusammengefaßt. Die Baupläne waren damals für eine richtige Beurteilung noch nicht ausreichend analysiert. Die Vertiefung der Kenntnisse in der Richtung der Entwickelungsgeschichte und Anatomie der in Rede stehenden Tier-Gruppe führte zur Herausnahme der Gruppe der Bryozoa entoprocta (Kamptozoa). Damit verblieben in der Klasse der Tentaculata der gut abgegrenzte Bau-Typus der **Bryozoa ectoprocta,** welche in die Unterordnungen der Gymnolaemata oder Stelmatopoda und der Phylactolaemata oder Lophopoda geteilt wurden. Beide Ordnungen haben in bezug auf Entwickelung, Bau und Biologie so viele gemeinsame Züge, daß es nicht berechtigt erschiene, sie als Erscheinungen der Analogie in der Stammesgeschichte des Tier-Kreises aufzufassen. Es liegen vielmehr Gründe genug vor, die Stelmatopoda und Lophopoda als stammesverwandt, aber als selbständige Entwickelungs-Reihen zu betrachten. In diesem Sinne wird sich die folgende Darstellung bewegen. Damit ergibt sich aus der Natur der Sache die getrennte Behandlung der beiden Entwickelungs-Reihen.

Die Stelmatopoda

Bau

Körperbau der Unterordnung der Stelmatopoda. — Der Bau dieses Formenkreises wie überhaupt der Bryozoa ist ein verhältnismäßig einfacher, aber diese Einfachheit wird nicht als ein primärer Zustand angesehen, sondern auf den Umstand zurückgeführt, daß es sich um wurmartige zölomatische Tiere handelt, die vom freizügigen Leben zur festsitzenden Lebensweise übergegangen sind. Die Leistungsbefriedigung nach dem Übergang in die neue Lebensführung läßt sich bei den Moostierchen so formulieren, daß diese Tiere mit dem Rumpfteil ihres Hinterleibes an der Unterlage des Milieus verkittet sind und die Beziehungen zur Außenwelt zum Zwecke des Nahrungserwerbes, der Atmung und der Reiz-Aufnahme durch eine Tentakel-Krone an dem halsartig verjüngten Vorderende, dem Hals, gewannen. Dieser Tentakel-Apparat steht funktionell und anatomisch in inniger Beziehung zum Darm. Für das Moostier hat somit das so

beschaffene Vorderende eine lebenserhaltende Bedeutung. Das Erfordernis nach einem Schutze dieses wichtigen Körper-Abschnittes erscheint im vorliegenden Falle so gelöst, daß die Tentakel-Krone und der Hals in das Zölom des Hinterkörpers eingezogen und dabei die Einstülpungs-Öffnung verschlossen wird. In diesem Zusammenhange hat sich ein eigener, für die einzelnen Gruppen der Bryozoa charakteristischer Mechanismus zum Einziehen und Ausstrecken des Vorderendes und der Tentakel-Krone herausgebildet. Die Gesamtheit des Körpers ist im vorliegenden Falle *wie bei anderen festsitzenden Tier-Typen* durch eine Chitinhülle, die als Außenskelett aufzufassen wäre, geschützt (Figur 281).



Figur 281. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Flustra membranacea* F. A. Smitt. *A Ein in der Sagittalebene halbiertes Tier mit entfalteter Tentakel-Krone.* Die frontale Wand ist deshalb eingebuchtet. Indem diese Form mit der basalen Fläche des Rumpfes mit der Unterlage verkittet ist, zeigt sie ein ursprüngliches Verhalten. (*1*) Zerebralganglion; (*2*) Pharynx; (*3*) Tentakel-Scheide (Hals); (*4*) After; (*5*) Ringfalte der Mündung; (*6*) Diaphragma-Muskel; (*7*) Parietovaginalbänder; (*8*) Funiculus; (*9*) Rosetten-Platte; (*10*) Seitenstränge; (*11*) großer Rückzieh-Muskel des Darm-Komplexes; (*12*) Parietalmuskeln; (*13*) Magen; (*14*) Deckel. — ***B*** Der Darm-Komplex ist eingezogen, der Deckel geschlossen und die Frontalwand ausgebuchtet. (*1*) Tentakel-Scheide; (*2*) Diaphragma; (*3*) Deckel; (*4*) Schließmuskel desselben; (*5*) Funiculus. Vergrößerung 145-fach. (Nach F. Nitsche 1871)

Bei allen sessilen Tier-Formen greifen die Kräfte der Umwelt, die Umweltfaktoren, in erster Linie an der Außenfläche, an dem Gewande an. Sie bleiben nicht ohne Reizbeantwortung und ohne Reaktion von seiten der Lebewesen. Das Ergebnis dieses Spieles und Gegenspieles zeigt infolge des Wechsels der Kräftestärke eine gewisse Inkonstanz und Abänderung des äußeren Formenbildes.

Das hohe Stammesalter und die Fähigkeit des Sichanschmiegens an Schwankungen der Lebensbedingungen und jedenfalls auch Mutationsvorgänge haben innerhalb der Moostier-Gruppe eine ansehnlich große Formenmannigfaltigkeit gezeitigt. Das sind Momente, welche die Aufgabe erschwerten, die Vertreter der Bryozoa in eine systematische Ordnung zu bringen. Im Zusammenhange mit dem Formen-Reichtum und den Bemühungen um die Systematik der Bryozoen hat sich eine bestimmte Nomenklatur herausgebildet. In der nun folgenden Darstellung des Baues der Moostierchen läuft daher die zweite Aufgabe mit, die gebräuchlichen zahlreichen Fachausdrücke der Systematik klarzumachen. Das Wort soll dabei durch eine größere Anzahl von Abbildungen eine Ergänzung finden.

Als Grundlage für die nun folgende Darstellung des Baues der Stelmatopoda sollen die Tatsachen, welche die Entwickelungsgeschichte lehrt, dienen.

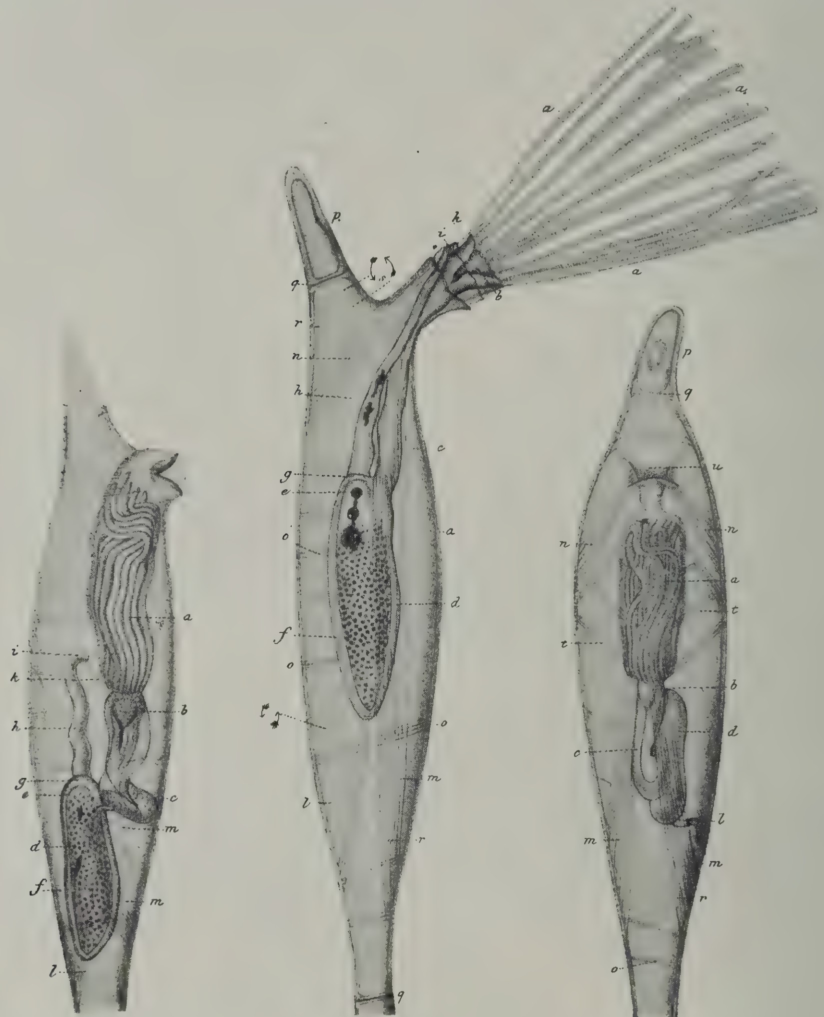
Als Leitmotiv möge die Erkenntnis sein, daß sich der Körper der Stelmatopoda aus einem Vorderkörper, dem Prosoma, einem Mittelkörper, dem Mesosoma, und einem Hinterkörper, dem Metasoma, das noch in die Region des einziehbaren Halses und des Rumpfes geschieden ist, aufbaut. Der Vorderkörper ist im Imago-Zustand der Stelmatopoda ganz verwischt (Cryptocephalie) und ist nur durch das Gebiet vertreten, aus dem das Zerebralganglion durch eine Einstülpung des Körper-Epithels gebildet wird. Unter Heranziehung des anatomischen Vergleiches *innerhalb der Tentaculata* wird angenommen, daß dem Mittel- und Hinterkörper, aber wahrscheinlich auch dem Vorderkörper je eine Zölom-Kammer, eigentlich ein Zölomkammer-Paar zukommt, und daß das diese Kammern auskleidende und begrenzende mesodermale Zell-Material (Zölothel) jene organbildenden Kräfte besitzt, welche den Schichtenbau der zölomatischen Tier-Typen bestimmen. Aber *alle Bryozoen* verfügen nur über einen geringen Bestand von Entomesoderm. Da außerdem das kutikulare Außenskelett den Rumpf gegen Umweltreize abschirmt, so ist auch die Menge der Anregungen auf das stammesgeschichtliche Zölothel, welche sich bei frei beweglichen Tieren in funktionellen Differenzierungen auswirken, durch den Übergang zur festsitzenden Lebensführung herabgesetzt. In welchem Grade dies der Fall ist, lehrt der Vergleich mit dem Bau (Schichtenfolge und Organbildung) von freizügig lebenden Tier-Gruppen (Figur 276).

In der nun folgenden Darstellung war das eben angeführte und ins Auge gefaßte Prinzip jedoch nicht immer getreu durchzuführen. Vor allem aus Gründen der Begrenztheit des Umfanges dieses Beitrages mußte manchmal die Behandlung des Stoffes einen anderen Weg einschlagen.

Das Einzel-Individuum einer Gymnolaemen-Kolonie wird als Zoid, auch als Cell oder Zelle oder Coecium oder Bryozoid bezeichnet. Der Leistung nach sind es Nähr-Individuen. Den Ausgangspunkt für eine Kolonie bildet das Primärzoid oder Primärcoecium oder Ancestrula. Ein solches geht durch Verwandlung aus einer zunächst freischwimmenden, sich aber später festsetzenden und verwandelnden Larve hervor und diese aus einem befruchteten Ei. Der aus dem Primär-Individuum durch Knospung entstehende Kormus wird als Zoarium, auch Bryarium bezeichnet.

In aufsteigender Reihe folgen also aufeinander die Stadien des befruchteten Eies, der Larve, der Verwandlung, des Primärzoids, der Knospung und schließlich das Zoarium, in welchem Geschlechts-Tiere entstehen.

Das Normalschema des Baues eines Zoids. Der Beobachter lebender Bryozoen wird in erster Linie durch den Vorgang des Ausstreckens und Einziehens des Vorderendes gefesselt. So war es ehedem und wird es immer sein. Dieser Mechanismus hat die Bedeutung eines lebenserhaltenden Prinzipes für die Bryozoen,



Figur 282. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Paludicella articulata* Chr. G. Ehrenberg. Links *mit invaginiertem Darmkomplex* in Seitenansicht. Rechts *derselbe Zustand in der Ansicht auf die Mündung*. Mitte *mit entfalteter Tentakel-Krone* in Seitenansicht. (*a*) Tentakel-Krone; (*b*) Pharynx; (*c*) Ösophagus; (*d* und *f*) die verdickte Wand des Magens; (*e*) Pylorus; (*g*) Pylorus-Klappe; (*h*) Enddarm; (*i*) Anus; (*k*) Parietovaginalmuskeln; (*l*) Funiculus; (*m*) Retraktor des Darm-Komplexes; (*n*) Parietovaginalmuskeln; (*o*) Parietalmuskeln; (*q*) Septum; (*p*) Knospe; (*r*) Retraktor); (*s*, *mit den Pfeilen*) eine Stelle der Zölom-Bewimperung; (*t*) Muskeln der Tentakel-Scheide; (*u*) Mündung. Vergrößerung 90-fach. (Nach B. Ch. Dumortier & P. J. van Beneden 1848)

da er nicht allein auf den Erwerb der Nahrung abzielt und die Atmung ermöglicht, sondern auch Reize der Umwelt aufnimmt und schädliche Reize im Sinne der Abwehr von Schädlichkeiten durch Einziehen des Halses beantworten. Die Ausbildung dieser Einrichtung hat sich im Zusammenhang mit dem Übergang zur festsitzenden Lebensweise vollzogen. Die Organisation und die äußere Erscheinung der Bryozoen hat auf diesem Wege ihre sehr bestimmte Prägung erhalten (Figur 282).

Mit der Tentakel-Krone, die bei dem Ausstrecken des Halses so stark in Erscheinung tritt, steht in enger Verbundenheit das U-förmig gebogene Darmrohr. Der Tentakel-Apparat und der Darm machen daher ihre Bewegungen gemeinsam und darin liegt ein sehr aktives Moment dieses Organ-Komplexes. Demgegenüber gewährt die Wand des Hinterleibes den Eindruck einer starren Schutzhülle.

Zur Bezeichnung der Tentakel-Krone plus Darm steht heute der Ausdruck Polypid und für die Leibeswand Zystid in Brauch. Damit hat es eine besondere Bewandtnis.

Bekanntlich reihten die Naturforscher bis zu Beginn des 19ten Jahrhunderts aus unzureichenden Kenntnissen des Baues *der wirbellosen Tiere* die Bryozoen bei *den Cnidariern* ein, indem sie sich von der Ähnlichkeit des mit einer Tentakel-Krone ausgestatteten Bryozoons und eines Polypen leiten ließen. Als dann der besondere Bauplan der Moos-Tiere erkannt worden war, hielt es G. J. Allman (1858 Seite 8) für geboten, zum Unterschied von *dem radiaten echten Polypen*, den retraktilen, *polypenähnlichen Teil des Bryozoons* mit dem Namen Polypid zu belehnen.

Über die Wertigkeit des Bryozoen-Körpers wurde in der Folge von R. Leuckart (1868, 1869), K. B. Reichert (1870) und H. Nitsche (1871 Seite 64 und folgende) diskutiert und diese Auseinandersetzungen führten zu der überraschenden Auffassung, im Bryozoon 2 Individualitäten vereint zu sehen. Die eine Individualität wäre durch das »Polypid« im Sinne eines Nähr-Individuums vertreten, während diesem als 2te selbständige Einheit die Leibeswand, von H. Nitsche als »Zystid« bezeichnet, gegenüberstehe. Dieses hätte die Bedeutung eines Gehäuses und wäre durch die Fähigkeit der Erzeugung von Knospen ausgezeichnet. Wenngleich die Unhaltbarkeit dieser Einstellung später allgemein erkannt wurde, verblieben die beiden Termini Polypid und Zystid aus Gründen der Bequemlichkeit bis zur Gegenwart im wissenschaftlichen Sprachgebrauch (siehe H. Prouho 1892 Seite 658).

So bedeuten also die Termini Polypid und Zystid eine Remineszenz an weit zurückliegende Zeiten zoologischer Forschertätigkeit und verdienten, wenn sie heute auch überlebt sind, in Ehren gehalten zu werden. Es darf deshalb nicht als Pietätlosigkeit erscheinen, wenn diese beiden Bezeichnungen ebenso wie die Ausdrücke Ekto- und Entozyste (G. J. Allman 1858) in der vorliegenden Darstellung aufgegeben werden. Gegen die Weiterverwendung dieser letzten beiden Bezeichnungen hat sich übrigens auch F. Borg (1926 Seite 190) ausgesprochen. Dieser Verzicht bedeutet gar keinen Verlust und keine Unbequemlichkeit, da zum Ersatz unmißverständliche Bezeichnungen wie Darm-Traktus plus Tentakel-Krone oder Darm-Komplex, Leibeswand, Außenskelett, Hautmuskel-Schicht sachlich das sagen, was sie bedeuten sollen.

Der Schichtenbau der Leibeswand. — Die Leibeswand im Bereiche des Metasomas setzt sich zusammen aus dem ektodermalen Körper-Epithel, das an seiner freien Fläche eine Chitinschicht nach Art einer Kutikula ausscheidet. Als 2te Schicht ist die Somatopleura zu nennen.

Die Körperwand, soweit sie aus Zellenschichten besteht, also unter Abrechnung des Außenskelettes, zeigt *nirgends im Kreise der Bryozoa* eine besondere Entfaltung und Dicke. Im Gegenteil, sie ist durchschnittlich sogar dünn und



Figur 283. Vermes oligomera: Bryozoa (Cyclostomata). — *Crisia eburnea* C. von Linné: *Querschnitt durch die Leibeswand* als Beispiel für ein gutentwickeltes ektodermales Körper-Epithel. (*cut.j.*) Chitin-Schicht des Gelenkes; (*mc.j.*) mesodermale Zellen; (*ec.j.*) ektodermale Zellen. Vergrößerung 490-fach. (Nach F. Borg 1926)



Figur 284. Vermes oligomera: Bryozoa (Cyclostomata). — *Berenicea patina* J. B. P. de Lamarck: *Längsschnitt durch die Mündung bei eingezogenem Darm-Komplex.* (*1*) Kutikula; (*2*) ektodermales Körper-Epithel; (*3*) Somatopleura der Terminalmembran; (*4*) Vestibulum; (*5*) Insertion des Membran-Sackes an der Kutikula des Vestibulums; (*6*) Sphinkter; (*7*) Fasern zwischen dem Membran-Sack und dem Sphinkter des Atriums; (*8*) Wand des Membran-Sackes; (*9*) Atrium; (*10*) Tentakel; (*11*) Tentakel-Scheide; (*12*) Verbindungsfasern zwischen der Wand des Membran-Sackes und der Tentakel-Scheide; (*13*) Membran-Sack; (*14*) Tentakel-Scheide. Vergrößerung 810-fach. (Nach F. Borg 1926)

in manchen Fällen so schwach entwickelt, daß sie auf Schnitten im ersten Anblick zu mangeln scheint und erst bei genauerem Zuschauen nachgewiesen werden kann. Das ursächliche Moment dieser Erscheinung ist in der Ausbildung eines Außenskelettes zu suchen, das der Betätigung eines Hautmuskelschlauches Behinderungen entgegensetzt. Da das Außenskelett als eine stammesgeschichtliche Neuerwerbung zu betrachten ist, ist die geringe Stärke der Epidermis-Mesodermschicht als eine jener den Bryozoa eigentümlichen Rückbildungserscheinungen anzusehen (Figur 283 und 284).

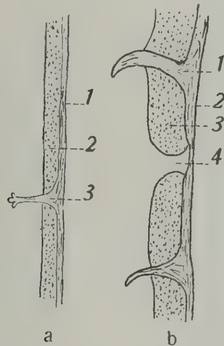
Das Körper-Epithel zeigt je nach der Region einen verschiedenen Charakter. Es hat bald die Form eines 1-schichtigen, unter Umständen sogar sehr dünnen Plattenepithels oder eines kubischen bis zylindrischen Epithels. An den Bildungsstellen von Knospen kommt es selbstverständlich durch Proliferation zu einer Mehrschichtigkeit des Epithels.

In seiner Zusammensetzung zeigt das Körper-Epithel keine besondere Mannigfaltigkeit. Im Gebiete der Terminalmembran *der Cyclostomata* zum Beispiel besteht es aus gleichartigen kubischen Zellen, die durch verjüngte und verzweigte basale Enden ausgezeichnet sind (Figur 284). In ihrem Zell-Leibe treten im Gebiet zwischen den Zell-Kernen und der freien Fläche große Vakuolen auf, die vermutlich im Zusammenhang mit der Ausscheidung von Chitin zum Aufbau des Außenskelettes stehen. An anderen Stellen können derartige Vakuolen vollständig fehlen.

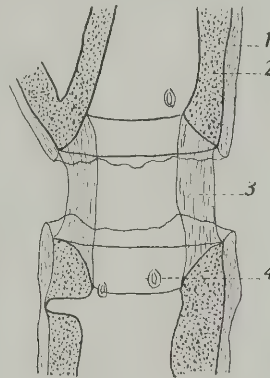
Die kutikulare Chitinschicht ist *bei allen Stelmatopoda* gut entwickelt. Ihr kommt vom Standpunkt der Biologie dieser Tiere die Rolle eines Außenskelettes zur Aufrechterhaltung der Körperform und zugleich die einer Schutzhülle, eines widerstandsfähigen Gewandes, zu.

Die Matrix des Außenskelettes, das ektodermale Körper-Epithel, tritt unter diesen Umständen mit der Umwelt überhaupt nicht in direkte Berührung. Dadurch wird das Fehlen von Differenzierungen der Zell-Elemente und die Gleichförmigkeit in der Zusammensetzung verständlich.

Das Außenskelett besteht aus Chitin, welches nach Art einer geschichteten Kutikula von Zellen des Leibeswand-Epithels erzeugt und ausgeschieden wird.



Figur 285. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cyclostomata). – ***a*** *Crisia cornuta* C. von Linné: *Schnitt durch die Leibeswand.* (*1*) Kutikula; (*2*) Kalk-Schicht; (*3*) Protuberanz der letzteren. Vergrößerung 320-fach. — ***b*** *Crisia sinclarensis* G. Busk: *Längsschnitt durch die Leibeswand.* (*1*) Protuberanz; (*2*) Kutikula (Epithek); (*3*) Kalk-Schicht; (*4*) Pseudopore. Vergrößerung 320-fach. (Nach F. Borg 1926)



Figur 286. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cylcostomata). — *Crisia denticulata* J. B. P. de Lamarck: *optischer Längsschnitt durch ein Gelenk.* (*1*) Kutikula; (*2*) Kalk-Schicht; (*3*) chitinige Gelenkhaut; (*4*) Pseudopore. Vergrößerung 260-fach. (Nach F. Borg 1926)

Rein chitinös bleibt das Außenskelett *bei den Ctenostomata. Bei einigen von diesen* findet noch eine Verstärkung desselben durch Verkleben mit Fremdkörpern, wie Sand-Körnchen und Foraminiferen-Schalen, statt.

Die Chitinschicht kann völlig farblos und durchsichtig sein (*Zoobotryon*), aber meist ist sie nur durchscheinend bis undurchsichtig und in allen Abstufungen von Hellgelb bis Dunkelbraun gefärbt. *Bei Bugula purpurotincta* W. M. Norman geht nach dem Tode oder der Konservierung ein roter Farbstoff in Lösung.

Eine Verstärkung des chitinigen Außenskelettes durch Kalk- und Magnesium-Karbonat findet *bei den Cyclostomata und Cheilostomata* dadurch statt, daß die Kalksalze in ein dichtes Netzwerk von feinen Hornfäden eingelagert werden. Auf der Außenseite bleibt aber ein Überzug von Chitin (Epithek) bestehen (Figur 285). Nach den Angaben von A. A. Ostroumoff (1885) und E. Pergens (1889) soll die Kalksubstanz im Innern der Zellen der Epidermis ausgeschieden werden. L. Calvet (1900) und S. F. Harmer (1900) dagegen vertreten die Beobachtung, nach welcher der Kalk in die Kutikula selbst deponiert werde, und nach F. Borg (1926) erfolgt *bei den Cyclostomata* die Verkalkung entsprechend dieser zuletzt vertretenen Meinung.

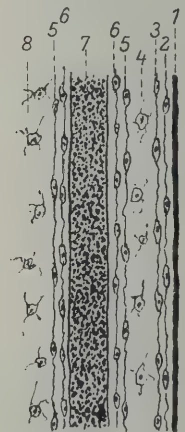
An den Stellen von Gelenken unterbleibt die Verkalkung und die elastische Chitinschicht erlaubt dann eine beschränkte Beweglichkeit der Glieder eines Zoariums (Figur 286).

Nicht verkalkende Außenskelette unterliegen nach dem Absterben der Kolonie einer raschen Zerstörung. Aus diesem Grunde sind *Fossilien aus der Gruppe der Ctenostomata* nur spärlich gefunden worden.

Bei den einzelnen Gruppen *der Stelmatopoda* ist das Außenskelett verschieden stark ausgebildet. In vielen Fällen verkalken ihre tieferen Lagen und dann nimmt es den Charakter eines starren Panzers an. Derartige Bryozoen-Stöcke sehen dann Korallen-Stöcken wirklich ähnlich. Das war seinerzeit wahrscheinlich mit die Veranlassung, die Bryozoen bei den »Zoophyten« einzureihen (Figur 287).



Figur 287.



Figur 288.

Figur 287. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cyclostomata). — *Heteropora magna* Chas. H. O'Donoghue & E. O'Donoghue *als ein Beispiel besonders starker Verkalkung.* Vergrößerung $1^1/_2$-fach. (Nach F. Borg 1926)

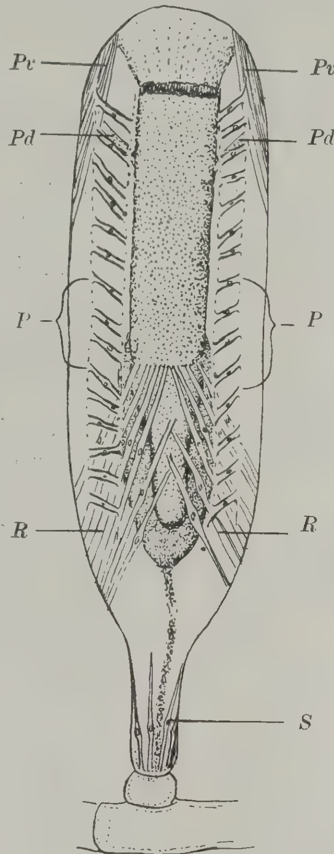
Figur 288. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cyclostomata). — *Crisia eburnea* C. von Linné: *schematisierter Längsschnitt durch die Körperwand mit Kryptozyste.* (*1*) Kutikula; (*2*) ektodermales Körper-Epithel; (*3*) Somatopleura — *1, 2, 3* bilden die Gymnozyste; (*4*) Amöbozyten im hypostegalen Zölom; (*5*) Somatopleura; (*6*) ektodermales Körper-Epithel; (*7*) Verkalkung der Kryptozyste; (*8*) Amöbozyten im hypostegalen Zölom. (Nach F. Borg 1926)

Die große Mannigfaltigkeit der Form der Zoarien und der Reichtum an Skulpturen des Außenskelettes *bei den Stelmatopoda* ist ein Werk der Zusammenarbeit des den Chitinpanzer erzeugenden Körper-Epithels und der Summe von Reizen und Kräften der Umweltfaktoren wohl aber auch von Mutationsvorgängen.

Der eben geschilderte einfache Schichtenbau der Körperwand ist bei *den Pachystega* und *Calyptostega im Kreise der Cyclostomata* und bei *nicht wenigen Cheilostomata* an der frontalen Seite oder an der frontalen und zugleich an der basalen Wand dadurch kompliziert, daß die Leibeswand sozusagen doppelwandig geworden ist. Durch einen spaltförmigen zölomatischen Zwischenraum, dem hypostegalen Zölom, getrennt findet sich nämlich in diesem Falle noch eine 2te verkalkte Lamelle, welche auf beiden Seiten von Epidermis und Somatopleura bedeckt ist. Für die in ihrer Grundlage hornige und kalkig inkrustierte Lamelle ist das ektodermale Epithel die Matrix. Die äußere Lamelle, bestehend aus der primären Leibeswand, wird als Gymnozyste und die innere Schicht als Kryptozyste be-

zeichnet. Wie diese zustande kommt, ist nicht ganz aufgeklärt, auch wird angenommen, daß diese Wandverstärkung *bei den Cyclostomata und Cheilostomata* unabhängig voneinander erworben worden ist (Figur 288).

Zu dem mesodermalen Anteil der Leibeswand gehört ferner die Leibeswand-Muskulatur. Diese ist, wie erwähnt, unter dem Einfluß des Außenskelettes meist nur schwach entwickelt. Im Prinzipe wäre eine Längs- und eine Ringmuskelschicht zu erwarten, wie solche im Kamptoderm *bei Cheilostomata und Ctenostomata* zu beobachten sind. Hierbei gilt der Satz, daß die Leibeswand-Muskulatur in *den 3 Unterordnungen der Stelmatopoda* in Korrelation mit der Stärke des Außenskelettes verschieden gut ausgebildet oder in verschiedenem Grade zurückgebildet ist. *Bei den Cyclostomata* mit starrem Außenskelett scheint eine Körperwand-Muskulatur zu fehlen. Die Parietalmuskulatur *der Cheilostomata* ist aus der Ringmuskulatur hervorgegangen. *Im Kreise der Ctenostomata* besteht eine Ringmuskelschicht aus zirkulären Muskel-Zellen. Muskeln, welche eine Längsmuskelschicht vertreten könnten, fehlen in der Leibeswand des Hinterleibes (Figur 289).



Figur 289. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Farella repens* A. Farre: *Muskulatur.* (*Pv*) Parietovaginalmuskeln; (*Pd*) Parietodiaphragma-Muskeln; (*P*) Parietalmuskeln; (*R*) Retraktor; (*S*) Stielmuskel-Fasern. Vergrößerung 60-fach. (Nach E. Marcus 1926)

Zur Leibeswand-Muskulatur wäre genetisch aber auch das System der Bewegungsmuskeln des Darm-Komplexes zu rechnen, über welches an späterer Stelle berichtet werden wird.

Leibeshöhlen. — Als morphologische Kennzeichen der sekundären Leibeshöhle der Stelmatopoda ist das Peritoneum oder die Somato-+Splanchnopleura zu betrachten. Im vorliegenden Falle besitzt diese Schicht nicht die Merkmale eines Epithels (Zölothels) wie in anderen zölomatischen Tier-Typen, beziehungsweise dieser Charakter tritt nur in umschriebenen Bezirken deutlich vor. Am lebenden Objekte stellt sich die Somatopleura — um diese dreht sich zunächst die Besprechung — als eine mehr oder weniger dünne, plasmatische Schicht mit einer unregelmäßig verlaufenden, zarten Begrenzungslinie dar. Die Zusammensetzung aus Zellen wird nur manifest aus Zell-Kernen, die in die Plasmaschicht eingestreut sind. Es wäre aber nicht auszuschließen, daß sich auf mikrotechnischem Wege, etwa durch Anwendung von Silbernitrat, Zell-Grenzen sichtbar machen lassen könnten, wie dies im Epithel der Leibeswand auch erst durch die besagte Methode gelungen ist.

In diese mesodermale Plasmaschicht können mancherlei Körper, wie Kalkkristalle, Amyloidkörner, Fettkügelchen, ein- oder angelagert sein, deren Natur und Bedeutung aber noch nicht mit Verläßlichkeit festgestellt worden ist.

Die organbildende Kraft der Zölom-Auskleidung ist *bei allen Bryozoa* eine beschränkte und eingeengte — wieder im Vergleich mit den Verhältnissen *anderer Zölomaten* — und dies ist nur eines der Merkmale vereinfachter Organisation. So ist im Bereiche der Leibeswand die Leibeswand-Muskulatur als Muskelschlauch wenig entwickelt, eigentlich nur angedeutet, wohl im Zusammenhang mit der Panzerung des Körpers durch das hornige oder verkalkte Außenskelett.

Ihrer Herkunft nach sind die Körperhöhlen der Stelmatopoda 2-facher Art, und zwar sind sie in dem einen Falle Zölom, in dem anderen Falle aber durch Einstülpungen der Leibeswand in das Zölom entstanden und müssen daher als Außenraum betrachtet werden.

Bei dem Zölom der Stelmatopoda liegen die Voraussetzungen für die Beurteilung so, daß die Entwickelungsgeschichte über die Entstehung desselben leider wenige Anhaltspunkte bietet. Aber auf dem Wege des anatomischen Vergleiches mit verwandten Tier-Typen erscheint die Annahme berechtigt, den Stelmatopoda den Besitz einer sekundären Leibeshöhle zuzubilligen.

Die sekundäre Leibeshöhle ist hier durch 2 hintereinander liegende Kammern vertreten. Die eine, die vordere, in ihrer Ausdehnung eng begrenzt, gehört dem Gebiet der Tentakel-Krone an und wird als Ring- oder Lophophor-Kanal bezeichnet. Morphologisch liefert diese Kammer die Grundlage für den Körper-Abschnitt des Mesosomas (Figur 276).

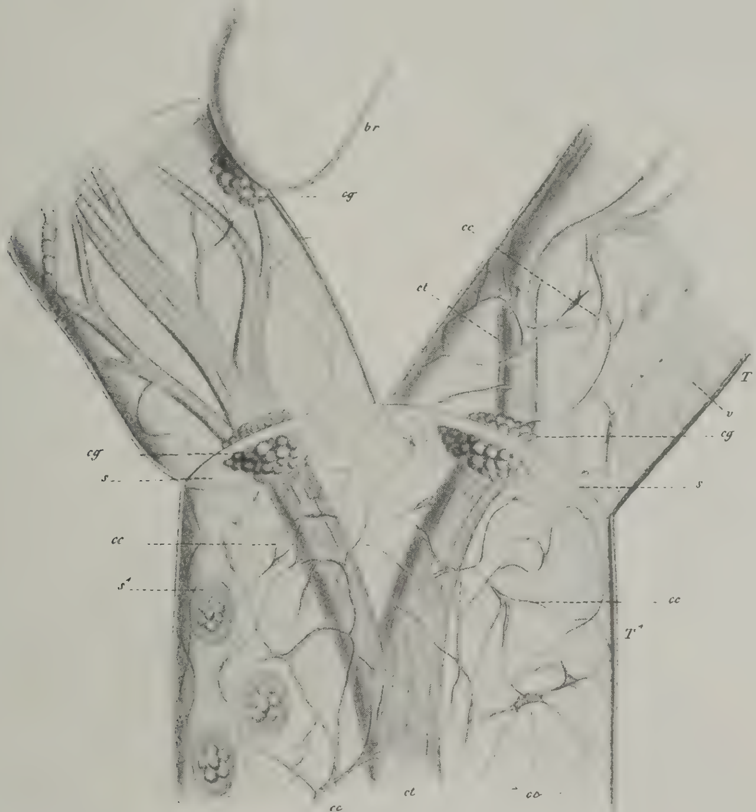
Die 2te und hintere Leibeshöhlen-Kammer umfaßt das Gebiet des Metasomas. Dieser Zölom-Abschnitt ist deshalb sehr geräumig und ausgedehnt, weil er den ganzen Komplex lebenswichtiger Organe beherbergt, also den Darm und die Geschlechts-Organe. Ein Blutgefäß-System fehlt jedoch den Bryozoa.

Von der Zölom-Kammer des Mesosomas, also der Tentakel-Krone, ist die Zölomhöhle des Metasomas durch das Diaphragma, das ist durch ein quer zur Körper-Achse gestelltes Septum geschieden. Die Bezeichnung ist theoretisch oder vergleichend-anatomisch durch die Annahme gerechtfertigt, daß dieses Diaphragma in der Stammesgeschichte der Bryozoa durch das Verkleben der Kontaktwände von 2 hintereinander liegenden Zölomsack-Paaren entstanden ist. Bei den jetzt lebenden Vertretern des in Rede stehenden Tier-Typus ist diese Herkunft des Diaphragmas undeutlich geworden. Auch ist es eine defekte Scheidewand, die eigentlich nur auf der oralen Seite des Darmes als solche besteht, während sie an den Seiten Lücken für den Durchtritt der Rückziehmuskeln des Darm-Komplexes aufweist.

Rosettenplatten und Seitenstränge. — Die Metasomhöhlen benachbarter Zoide erfahren durch zwischenliegende Teile der Leibeswand oder durch Scheidewände (Diaphragma) eine anatomische Trennung. Diese ist aber nur eine unvollkommene, da an solchen Stellen die Leibeswand durch Gruppen von Poren in rosettenartiger Anordnung durchbrochen ist und die benachbarten Leibeshöhlen-Kompartimente miteinander in Verbindung gebracht werden. Diese Bildungen werden als Rosettenplatten bezeichnet (Figur 290 bis 294). Auf beiden Seiten derselben können entweder Gruppen von zylindrischen Zellen oder Anhäufungen von protoplasmatischen Kugeln nachgewiesen werden. Diese Poren sind also nicht direkt durchgängig, aber wie es scheint sind sie nach Art einer Dialysemembran mit protoplasmatischem, für die Osmose geeignetem Gewebe verschlossen. Derartige Verbindungen zwischen den Zoiden können auch in der Form der

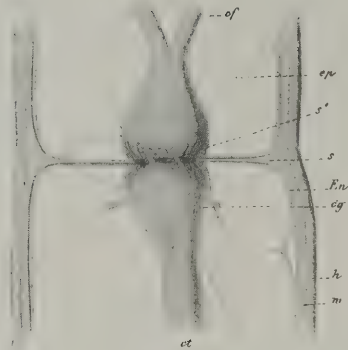
Porenkammern entlang des Randes der Basalplatte (*bei Membranipora lineata und craticula*) vorhanden sein (Figur 295).

In funktionellem Zusammenhange mit den Rosettenplatten stehen die sogenannten Seitenstränge — auch Funikulargewebe genannt — welche als strangartige Bildungen die Rosettenplatten untereinander verbinden und von F. Müller (1860) irrtümlich für ein koloniales Nerven-System gehalten wurde.

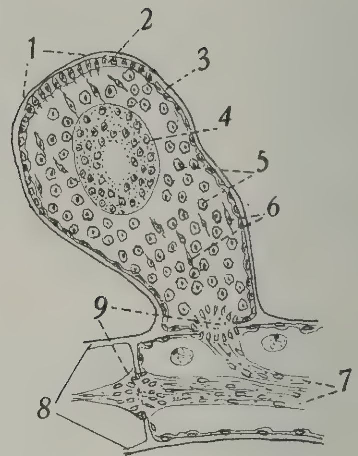


Figur 290. Vermes oligomera (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *optischer Schnitt durch eine Verzweigungsstelle.* (*br*) Knospe; (*cg*) Poren-Platte; (*ct*) interzoidale Stränge des Funikulargewebes; (*cc*) feine Verzweigungen desselben; (*s*) Septum; (*v*) Amöbozyte. Vergrößerung 150-fach. (Nach K. B. Reichert 1870)

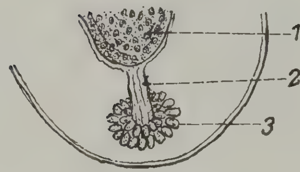
Es handelt sich dabei um leistenartige Verdickungen der Somatopleura, welche eine Seele körniger Substanz enthalten. Da die Seitenstränge die Poren der Rosettenplatten durchsetzen, wird angenommen, daß in ihnen Flüssigkeit und Stoffe von Zoid zu Zoid transportiert wird. Besagte Stränge würden somit eine Art die ganze Bryozoen-Kolonie durchsetzendes, allerdings nicht direkt röhrenartiges Gefäß-System, darstellen. Besonders gut lassen sich die bezüglichen Verhältnisse *bei einer so durchsichtigen Form wie Zoobotryon* schon am lebenden Objekte verfolgen. Es kann auch festgestellt werden, daß die Seitenstränge zahlreiche, sich weiterverzweigende Äste abgeben, die mit Gruppen protoplasmatischer Bläschen in Verbindung stehen. Die Ermittelung der Bedeutung dieser besprochenen Stränge und die peritonealen Differenzierungen der Rosettenplatten harrt noch einer genaueren Untersuchung.



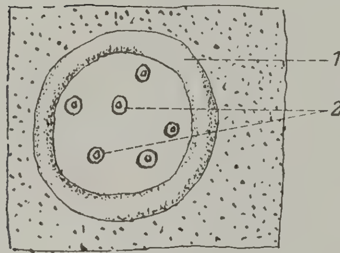
Figur 291.



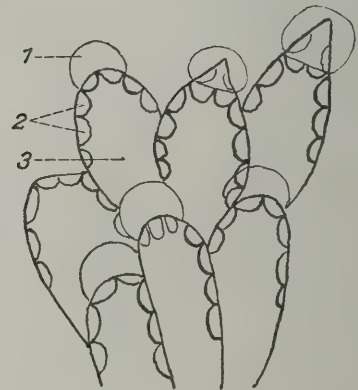
Figur 292.



Figur 293.



Figur 294.



Figur 295.

Figur 291. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *Längsschnitt durch ein Septum.* (*h*) und (*w*) äußere und innere Schicht der Kutikula; (*s*) Anteil derselben am Aufbau des Septums; (s^1) das Gebiet der Rosetten-Platte und Poren; (*ct*) Strang des Funikulargewebes, der die Rosetten-Platte durchsetzt; (*ep*) feine Fäden des Funikulargewebes. (Nach K. B. Reichert 1870)

Figur 292. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Bowerbankia pustulosa* D. Solander: *Längsschnitt durch eine Knospe am Stolo* zur Demonstration des frühzeitig gebildeten Septums mit Rosetten-Platte. (*1*) Kutikula; (*2, 3*) ektodermales Körper-Epithel; (*4*) Anlage des Darm-Komplexes; (*5*) Spermatoblasten; (*6*) Mesenchym-Zellen; (*7*) Hauptstrang des Funikulargewebes; (*8*) Stolo; (*9*) Rosetten-Platte und Septum. (Nach L. Calvet 1900)

Figur 293. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *Ansicht der Rosetten-Platte mit Funiculus einer Knospe.* Die Rosetten-Platte bleibt auch nach der Degeneration des Darm-Komplexes erhalten. (*1*) Magen-Blindsack; (*2*) Funiculus; (*3*) mesodermale Zellen, welche der Rosetten-Platte aufgelagert sind. Vergrößerung 50-fach. (Nach dem Leben, Original)

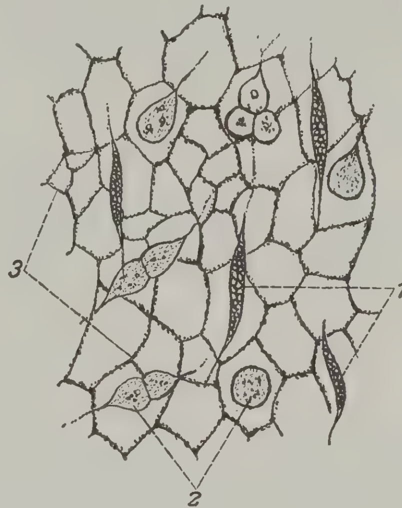
Figur 294. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Flustra membranacea* F. A. Smitt: *eine Rosetten-Platte nach Entfernung des Seitenstranges und der aufgelagerten Mesenchym-Zellen.* (*1*) wallartige Verdickung zur Umrahmung der Rosetten-Platte; (*2*) Poren zur Verbindung mit dem Nachbar-Zoid. Vergrößerung 570-fach. (Nach H. Nitsche 1871)

Figur 295. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Cribrilina punctata* A. H. Hassall: *die für die Familie Cribrilinidae* J. G. E. Gray *charakteristischen Poren-Kammern entlang der Seitenwände,* sie sind nur bei Betrachtung der Unterseite zu sehen. (*1*) Ooecium; (*2*) Poren-Kammern; (*3*) Leibeshöhle des Rumpfes. Vergrößerung 36-fach. (Nach G. M. R. Levinsen 1894)

Der Mangel eines Blutgefäß-Systemes ist eine Eigentümlichkeit der Bryozoa und eine auffallende Erscheinung im Hinblick darauf, daß ein solches Organ-System zum typischen Bestand der Zölomaten-Organisation gehört, aber auch deshalb, weil *die nahestehenden Phoronidea und Brachiopoda* wohlentwickelte Gefäß-Systeme besitzen. Gerade auf Grund besagter Verwandtschaften kann angenommen werden, daß die Ahnen- und Ausgangs-Formen der Moostiere einst ein Blutgefäß-System besessen haben dürften. Es läge die Idee nahe, in den Seitensträngen Reste eines ehemals bestandenen derartigen Systems und gewissermaßen mehr oder weniger obliterierte Gefäßzüge darstellen. Diese Frage würde einer eingehenderen Prüfung bedürfen. Vom physiologischen Standpunkt könnte



Figur 296. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *Amöbozyten, die mit Stielchen an der Leibeswand oder am Darm haften,* in Flächenansicht und zum Teil in körnigem Zerfall. Vergrößerung 250-fach. (Nach dem Leben, Original)



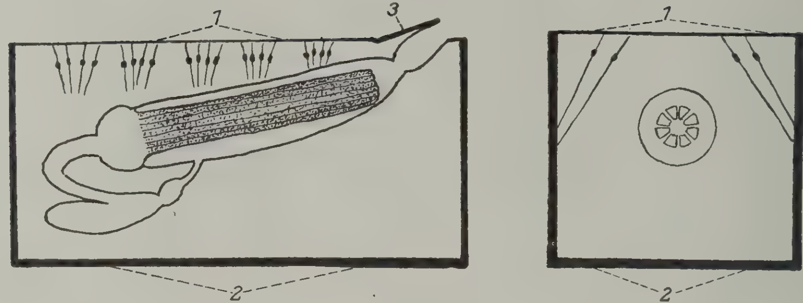
Figur 297.

Figur 297. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Bugula sabatieri* L. Calvet: *Mesenchym-Gewebe.* (*1*) spindelförmige Amöbozyten; (*2*) bläschenförmige Leukozyten; (*3*) Netz mesenchymatöser Plasma-Fäden. (Nach L. Calvet 1900)

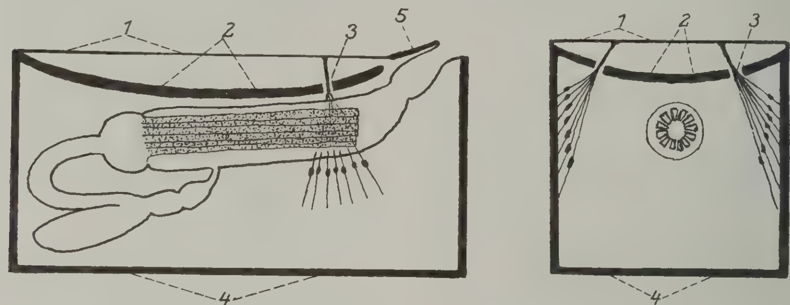
die Summe des Funikulargewebes als ein vikariierendes Gefäß-System aufgefaßt werden (Figur 281, 290, 291). Vor der Hand muß man sich mit der Einstellung zufrieden geben, den Mangel eines Blutgefäß-Systems bei den Bryozoa auch als eine der Rückbildungserscheinungen dieses Tier-Typus zu deuten. Bei der minimalen Dicken-Entwickelung der Gewebsschichten erscheint wohl ein Blutgefäß-System zum Zwecke des Stofftransportes entbehrlich.

Amoebocyten. — In der sekundären Leibeshöhle sind zahlreiche Amoebocyten zu finden, deren Auffinden und Beobachten durch Halten der Tiere in einer Lösung von Indigokarmin, aber auch durch Färben mit Vitalfarben erleichtert wird. So behandelt heben sie sich dann sehr deutlich im mikroskopischen Bild ab. Die Amoebocyten kleben vielfach mit einem kurzen Stielchen an der Leibeswand, auf den Muschelbändern und auf dem Darm. Im Mikroskop zeichnen sie sich durch scharf hervortretende Konturen und wellenförmige Umrißlinien aus; in ihrem Plasmakörper können sie eine feine Granulierung zeigen. Ihre Ortsveränderung erfolgt recht träge. Die nicht gleichartige Beschaffenheit der Amoebocyten ist durch verschiedene Phasen ihrer Tätigkeit oder durch verschiedene Alterszustände bedingt (Figur 296, 297).

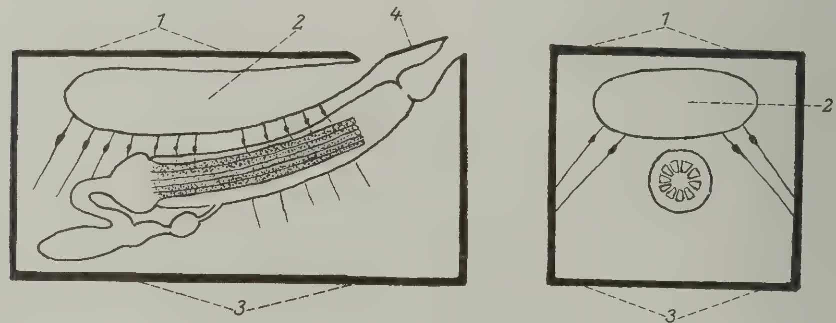
Leibeshöhlen-Flüssigkeit. — Die sekundäre Leibeshöhle *der Stelmatopoda* ist mit einer klaren, farblosen Flüssigkeit erfüllt, die neben den Salzen des



Figur 298. Vermes oligomera: Bryoza (Cheilostomata). — *Membranipora* M. H. D. de Blainville: Schema *zur Erläuterung des Mechanismus zur In- und Evagination des Darm-Komplexes bei den Anasca.* Zustand der Invagination. (*1*) membranöse, elastische Frontalwand, die zwecks Evagination zur Erhöhung des Binnendruckes durch den Zug der Parietalmuskeln eingebuchtet wird; (*2*) verkalkte Basalwand; (*3*) Deckel. (Nach J. Jullien 1888)

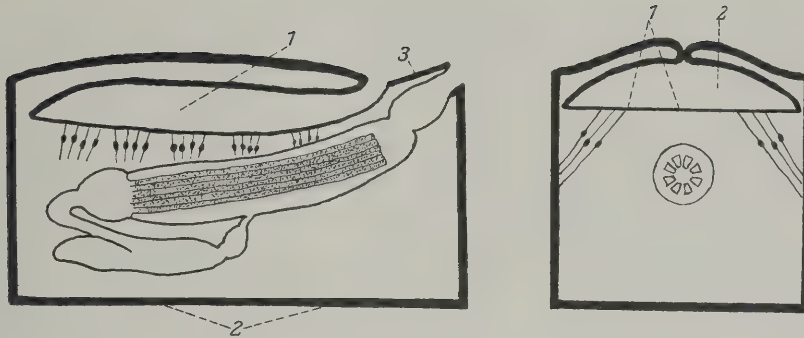


Figur 299. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Micropora* J. E. Gray: Schema *zur Erläuterung des Mechanismus der In- und Evagination des Darm-Komplexes bei den Anasca mit erhaltener primärer, unverkalkter Frontalmembran und gleichzeitiger Kryptozyste.* (*1*) membranöse Frontalwand, die durch eine einzige Gruppe von Parietalmuskeln eingebuchtet wird; (*2*) Kryptozyste; (*3*) Opesiola für den Durchtritt der Muskel-Sehne; (*4*) verkalkte Basalwand; (*5*) Deckel. (Nach J. Jullien 1888)



Figur 300. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — Schema *zur Erläuterung des Mechanismus der In- und Evagination des Darm-Komplexes bei den Ascophora mit verkalkter Frontalwand.* An Stelle einer elastischen Frontalwand dient der Kompensations-Sack zur Erhöhung des Binnendruckes zwecks Evagination des Darm-Komplexes. (*1*) verkalkte Frontalwand; (*2*) Kompensations-Sack, seine Öffnung der Ascoporus; (*3*) verkalkte Basalwand; (*4*) Deckel. (Nach J. Jullien 1888)

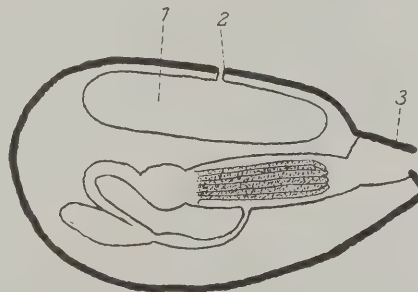
Meerwassers auch geringe Mengen von gelöstem Eiweiß enthält. Die Leibeshöhlenflüssigkeit hat im vorliegenden Falle deshalb eine erhöhte Bedeutung für die Stoffaufnahme und Stoffabgabe, weil sie bei den Bryozoen mangels eines Gefäß-Systems die Blutflüssigkeit ersetzen muß. Sie spielt für Spermien und Eier, die in ihr



Figur 301. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — Schema *zur Erläuterung des Mechanismus der In- und Evagination des Darm-Komplexes bei den Cribrilinidae*, bei welchen es durch Verwachsung von Rand-Dornen zur Bildung eines Kompensations-Sackes gekommen ist. Längsschnitt: (*1*) Kompensations-Sack; (*2*) verkalkte Basalmembran; (*3*) Deckel. Querschnitt: (*1*) primäre unverkalkte, elastische Frontalmembran, überdeckt von einem verkalkten Frontalschild, der aus Rand-Dornen hervorgegangen ist; (*2*) Kompensations-Sack. Vergleiche Figur 316. (Nach S. F. Harmer 1930)

suspendiert sind, wahrscheinlich auch eine Rolle als Nährmedium. Ferner unterhält der Liquor in Zusammenarbeit mit der somatischen Muskulatur den Turgor der Moostierchen und beim Ausstrecken des Polypids überträgt er den muskulären Innendruck auf dieses.

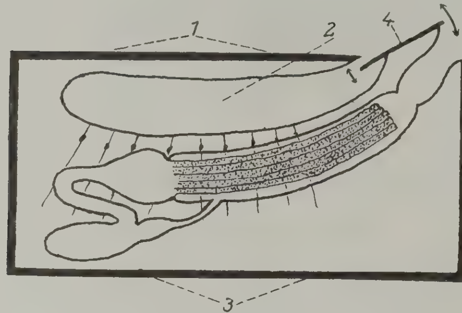
Kompensationssack. — Diese Bildung ist *den Ascophora unter den Cheilostomata* eigentümlich. Selbige kommt durch eine Einstülpung der Frontalwand des Zoids in den Zölom-Raum hinein zustande und ist auf einen Sinus zurückzuführen. Der Hohlraum dieses Divertikels ist Außen- (Umwelt-)raum gegenüber dem Tierkörper (Figur 298 bis 300). Durch eine äußere Öffnung, den Ascoporus, wird mit dem Wasser des Milieus eine Verbindung unterhalten, so daß auf diesem Wege Wasser aspiriert und dadurch das Volumen des Sackes vergrößert wird. Die Betätigung des Kompensationssackes wird durch Parietalmuskeln bewirkt, welche an der unteren Wand des Sackes inserieren (Figur 301). Von Interesse ist die Herausbildung von Varianten in bezug auf die Lage des Ascoporus auf den Mechanismus des Kompensationssackes (Figur 302). Dieser Porus liegt entweder am distalen Ende des Kompensationssackes oder in seiner Mitte oder endlich — und dieser Fall ist der am meisten abgeleitete und komplizierte — es liegt die Bildung einer neuentstandenen, also sekundären Öffnung, des Spiramens, vor. Zur näheren Erklärung dieser Verhältnisse dienen die Figuren 303 bis 305.



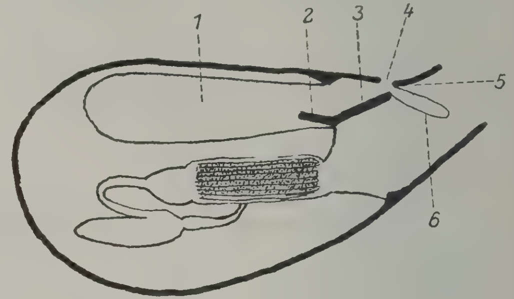
Figur 302. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Microporella* Th. Hincks: Schema *zur Erläuterung des Mechanismus der In- und Evagination des Darm-Komplexes bei gewissen Ascophora.* In diesem Falle liegt der Ascoporus in der Mitte des verkalkten Aperturfeldes. (*1*) Kompensations-Sack; (*2*) Ascoporus; (*3*) Deckel. (Nach J. Jullien 1888)

Die Bildung des Kompensationssackes ist eine Einrichtung zur Erhöhung und Erniedrigung des hydrostatischen Druckes der Leibeshöhlenflüssigkeit unter der Wirkung der Parietalmuskeln. Sie steht funktionell in Beziehung zu den Bewegungen des Darm-Komplexes, also zu seinem Ausstrecken und Einziehen.

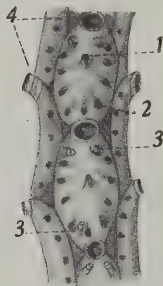
Die auslösende Ursache für die Entstehung des Kompensationssackes dürfte in der Starrheit des verkalkten Außenskelettes bei *den Ascophora* zu suchen sein.



Figur 303. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — Schema *zur Erläuterung des Mechanismus der In- und Evagination des Darm-Komplexes bei den Ascophora.* In diesem Falle wird durch den Deckel nicht allein die Mündung, sondern auch der Ascoporus verschlossen. (*1*) verkalkte Frontalmembran; (*2*) Kompensations-Sack; (*3*) verkalkte Basalmembran; (*4*) Deckel. (Nach J. Jullien 1888)



Figur 304. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — Schema *zur Erläuterung des Baues und des Mechanismus der In- und Evagination des Darm-Komplexes bei jenen Ascophora mit einer sekundären Mündung.* (*1*) Kompensations-Sack; (*2*) Polster des Deckels; (*3*) Anter des Deckels; (*4*) Spiramen; (*5*) sekundär gebildetes Peristom; (*6*) Verschluß-Membran. (Nach J. Jullien 1888)



Figur 305. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Tesseradoma gracile* A. M. Norman: *Aststück* in Frontalansicht *zur Ergänzung zu Figur 304.* (*1*) Spiramen; (*2*) spaltförmige Poren; (*3*) Avikular; (*4*) Peristoma. Vergrößerung 60-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

Äußere Erscheinung des Zoids. — Die große Mannigfaltigkeit der Gestalt *der Stelmatopoden-Zoide* läßt sich zurückführen:

(a) auf das Prinzip eines Kästchens, vorwiegend bei denjenigen Gruppen mit Zoarien von flächenhafter Entwickelung,

(b) auf den Grundplan der Röhre, besonders bei solchen, die mit ihrem Zoarium baumartig in den Wasserraum hineinragen. Zwischen beiden Grenzfällen gibt es eine große Zahl von Übergängen.

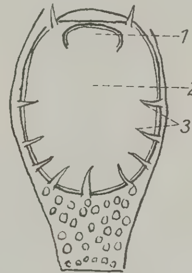
An einem Zoid wird die Seite mit der Öffnung, der Apertur, oder des Orificiums für den Austritt der Tentakel-Krone als die Frontalseite und die Gegenseite als die Basalseite bezeichnet. Bei krustenförmigen Zoarien ist der mit der Unterlage verkittete Teil der Leibeswand des Zoids die Basalwand oder Lamina.

Die Mündungen sind bei einer Bryozoen-Kolonie immer auf derselben Seite gelegen, so daß sich eine Aversseite mit den Orificien und eine Reversseite unterscheiden läßt.

Skulpturen des Zoids. — *Bei den einzelnen Unterordnungen der Stelmatopoda* zeigt das Außenskelett sehr verschiedene und artkonstante Skulpturen ihres Skelettes. Diese Bildungen werden für die Systematik verwertet. In diesem Zusammenhange hat sich für sie eine bestimmte Terminologie herausgebildet. Im folgenden soll das Wesen, die Entstehung und die biologische Bedeutung dieser Skulpturen besprochen werden.

Dabei ist zu beachten, daß die äußere Form des Skelettes in erster Linie durch die Matrix-Zellen der Epidermis bestimmt wird, soweit es sich um genotypisch festgelegte Merkmale handelt. Schwankungen und Abänderungen von solchen fixierten Merkmalen sind eine häufige Erscheinung bei den Bryozoen und kommen wohl der Hauptsache nach durch die Einwirkung von Milieufaktoren zustande. Solche Standort-Variationen erschweren nicht selten die Determination.

Bei den Cyclostomata läßt sich die Form der Autozoide auf das Prinzip einer Röhre zurückführen. Die Röhrenwand ist immer teilweise oder zur Gänze verkalkt. Als Skulpturen der Röhre sind Poren *bei manchen Gattungen und Arten* festzustellen. Die Apertur liegt immer terminal (Figur 306).



Figur 306.

Figur 306. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Membranipora pilosa* C. von Linné: *Frontalansicht eines Zoids als Ausgangszustand für Abänderungen dieses Schemas.* (*1*) Deckel; (*2*) Aperturfeld, gebildet von der unverkalkten, daher elastischen Frontalwand und eingefaßt von einem leistenartig verdickten Rand; (*3*) Rand-Dornen als Schutzeinrichtung, deren Zahl, Länge und Dicke nicht bloß bei dieser Art, sondern im Kreise der Cheilostomata überhaupt sehr variabel ist. Vergrößerung 50-fach. (Nach G. M. R. Levinsen 1894)

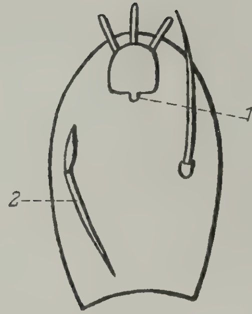
Bei starker Verkalkung des Skelettes wird die verdickte Wand des Zoids von äußerlich sichtbaren Poren durchsetzt — eine häufige Erscheinung *bei Cyclostomata.* Diese Bildungen werden deshalb als Pseudoporen bezeichnet, weil sie keine offenen Verbindungen zwischen Zölom und Umwelt darstellen, denn nach außen sind die Porenkanäle von einer Chitinschicht, der Epithek, überzogen, während den inneren Öffnungen große Amoebocyten anliegen. Auf diese Weise ist ein Gas-Austausch und die Atmung der Epidermis und der Somatopleura ermöglicht (Figur 285).

Auch sonst kann die verkalkte Schicht Lückenräume aufweisen, die sich jedoch äußerlich nicht bemerkbar machen.

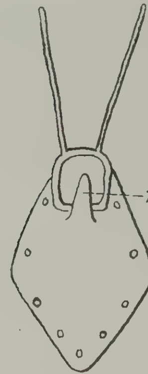
Sehr mannigfach sind die Skulpturen an dem Kalk-Panzer *der Cheilostomata.* Deren Zoide zeigen meist Kästchen-Form mit einer terminalen oder subterminalen Apertur, die durch einen in Angeln laufenden Deckel oder Operculum verschlossen werden kann. Nach der besagten Einrichtung hat die ganze Unterordnung den Namen erhalten (Figur 281, 309).

Der Deckel ist aus einer Unterlippe des Orifiziums hervorgegangen. Zur Verfestigung des Operculums ist die Chitinschicht am Rande in Form eines Rahmens verstärkt; es kann aber auch zur Verkalkung kommen (Figur 310). Die Form dieser Klappe ist vielfach eine artkonstante und liefert daher Anhaltspunkte für die Systematik. Zum Öffnen und Schließen dient ein besonderer Muskel-Apparat, der aus der Parietalmuskulatur hervorgegangen ist (Figur 281).

Das Apertur-Feld ist meist oval oder auch annähernd rund und durch die dünne, in manchen Fällen aber verkalkende Frontalmembran geschlossen. *Bei den Anasca* bleibt die Frontalwand unverkalkt, *bei den Ascophora* dagegen findet eine Verkalkung statt. In diesem Zusammenhange steht bei dieser Gruppe die Einrichtung des Kompensationssackes (Figur 299 bis 304).



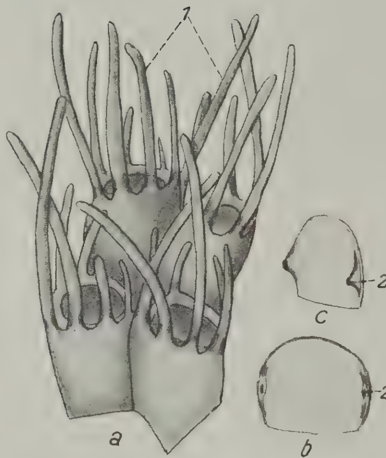
Figur 307.



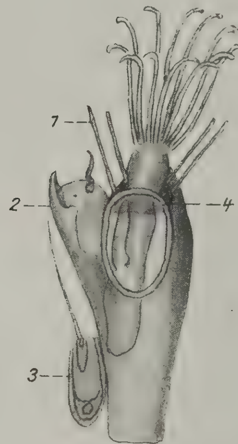
Figur 308.



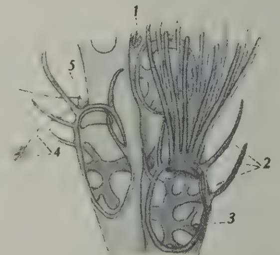
Figur 309.



Figur 310.



Figur 311 ***a***.



Figur 311 ***b***.

Figur 307. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Schizoporella vulgaris* J. P. C. Moll: *nur 3 bis 5 kurze Borsten am vorderen Rand der Apertur.* Am hinteren Rand derselben wird die kleine Ausbuchtung in der Mittellinie als Sinus bezeichnet. Geschützt ist das sonst unbewehrte Aperturfeld durch 2 Avikularien mit dünnen, langen Mandibeln. (*1*) Sinus; (*2*) Avikular. (Nach Th. Hincks 1880)

Figur 308. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Rhynchozoon bispinosus* G. Johnston: *am Vorderrand der Mündung 2 sehr lange Borsten, am Hinterrand ein großer Mucro* (*1*). Den Rand des Aperturfeldes begleiten Poren. (Nach E. Marcus 1926)

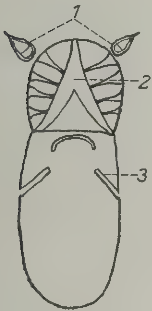
Figur 309. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Gemellaria loriculata* C. von Linné: *unbewehrtes Aperturfeld.* (*1*) Deckel bei entfalteter Tentakel-Krone; (*2*) Deckel bei invaginiertem Darm-Komplex. (Nach P. J. van Beneden 1845)

Figur 310. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Chaperia spinosissima* L. Calvet: ***a** mit sehr langen Schutz-Stacheln* (*1*) um das Aperturfeld, in deren Mitte die Tentakel-Krone hineinzudenken ist; ***b** Unterseite des Operculums*; ***c** Profilansicht desselben.* (*2*) Apophysen für die Insertion des Schließ-Muskels. Vergrößerung 90-fach. (Nach L. Calvet 1904)

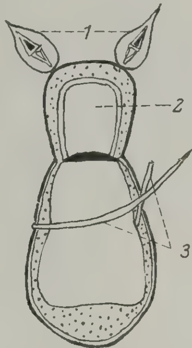
Figur 311. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — ***a** Scrupocellaria scruposa* C. von Linné: *zur Demonstration des Verhältnisses der Schutz-Stacheln zur evaginierten Tentakel-Krone.* (*1*) Schutz-Stacheln der Mündung, am Rande des Aperturfeldes fehlen solche; (*2*) Avikular; (*3*) Vibrakular; (*4*) Deckel. (Nach P. J. van Beneden). — ***b** Scrupocellaria reptans* C. von Linné: *Vergleiche die beiden Arten von Scrupocellaria in bezug auf die Bewehrung des Aperturfeldes.* Im letzteren Falle ist die Tentakel-Krone durch eine Palisade kräftiger Rand-Dornen (*2*) und das Aperturfeld durch ein großes Scutum (Fornix) (*3*) geschützt. Außerdem sind kleine Avikularien (*1*) und auf der Basalseite Vibrakularien (*5*) ausgebildet, von welchen Wurzelfäden mit Haft-Platten (*4*) entspringen. Vergrößerung 60-fach. (Nach dem Leben, Original)

Wenn der Rand des Orificiums bei älteren Zoiden wulstig verdickt erscheint, wird diese Umrahmung als Peristom bezeichnet und die gegen den primären Zustand verkleinerte Mündung als sekundäre benannt.

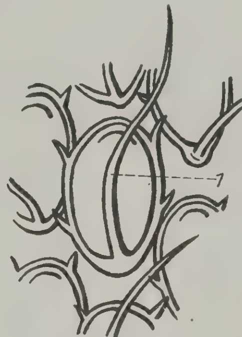
Für die Einkerbung am proximalen Rand der Apertur ist der Terminus Sinus eingeführt. Anderseits kann diese Randpartie in einen nach vorn gerichteten Höcker, ein Horn, dem sogenannten Mucro, ausgezogen sein. Ein ein Avikular tragender Mucro wird als Rostrum bezeichnet (Figur 307, 308).



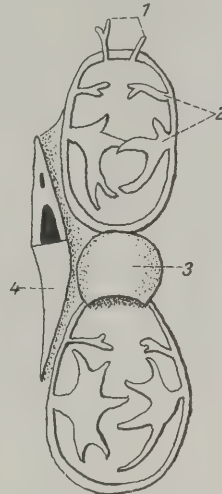
Figur 312.



Figur 313.



Figur 314.



Figur 315.

Figur 312. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Membranipora aurita* Th. Hincks: *das membranöse Aperturfeld ist bei jungen Zoiden mit 4, bei alten mit 2 Borsten versehen.* (*1*) Avikular, immer 1 Paar am distalen Ende des Ooeciums; (*2*) Rippen zur Verstärkung der Wand desselben; (*3*) Rand-Borsten. Vergrößerung 80-fach. (Nach G. M. R. Levinsen 1894)

Figur 313. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Membranipora flemingi* G. Busk: *das Aperturfeld ist, soweit in der Zeichnung weiß gelassen, unverkalkt, die punktierte Rand-Partie dagegen durch eine Kryptozysten-Bildung verstärkt.* (*1*) Avikularien bewachen das Ooecium; (*2*) ein feingranuliertes Feld desselben, von einer bogenförmigen Rippe begrenzt; (*3*) von den 8 in der Jugend vorhandenen Rand-Dornen bleiben später nur 2 übrig, der eine der beiden ist sehr lang und säbelförmig. (Nach Th. Hincks 1880)

Figur 314. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Membranipora pilosa* C. von Linné: (*1*) *ein exzessiv langer Rand-Dorn*; im ganzen können 6 bis 13 Rand-Dornen ausgebildet sein. Vergrößerung 50-fach. (Nach G. M. R. Levinsen 1894)

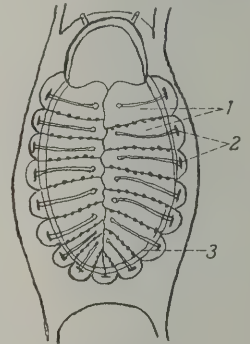
Figur 315. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Amphiblestrum productum* J. E. Gray: (*1*) Terminalstacheln; (*2*) Rand-Dornen in breite, hirschhornförmige Schutz-Platten (Scutum, Fornix) umgewandelt; (*3*) Ooecium; (*4*) Avikular. Vergrößerung 45-fach. (Nach Ch. H. O'Donoghue & E. O'Donoghue 1926)

Bei den Cheilostomen kann die Apertur und das Apertur-Feld unbewehrt sein oder es ist deren Rand durch borsten- oder dornenartige Bildungen gegen Feinde und Fremdkörper geschützt. Auf diesem Wege ist auch das Scutum oder Fornix entstanden (Figur 306, 309, 310 bis 315). Diese skelettogenen Bildungen unterliegen stark der einfachen phänotypischen Variation, aber auch mutativen Abänderungen. Der Formenreichtum *der Cheilostomata* ist in großem Umfange gerade durch solche Erscheinungen bedingt. Die Randdornen können in der Zahl, in der Anordnung und in der Form variieren. Durch Verbreitung und Verwachsung derselben kann eine vikariierende verkalkte Schutzdecke (Frontalschild) über der häutig bleibenden Membran des Apertur-Feldes entstehen, wie dies vielfach *den Cribrimorpha* eigen ist (Figur 316). In einer Studie über diese Morphen hat E. Voigt (1939) ein lehrreiches Beispiel für den Satz der Nichtumkehrbarkeit der Entwickelung aufgezeigt.

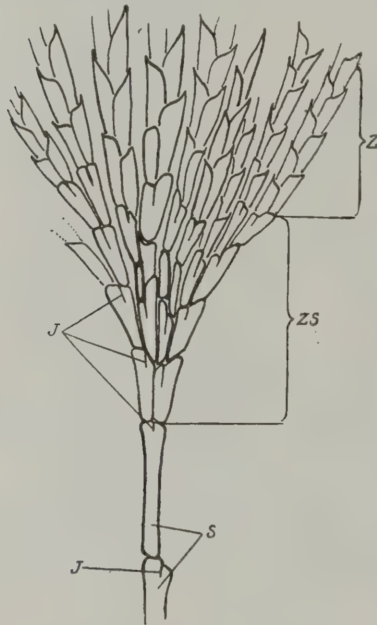
Autozoid. — Ein normales Zoid mit Tentakel-Krone und Darm, das auch Geschlechts-Organe entwickeln kann, wird als Autozoid bezeichnet. Es erfüllt die Aufgabe einer Nähr-Person, kann aber auch zur Geschlechts-Person werden.

Polymorphismus. — Im Sinne der Arbeitsteilung haben sich im Normalschema des Baues *der Stelmatopoda* vielfach Abänderungen in der Gestalt und im Leistungsbereich einzelner Zoide herausgebildet. Solche Abänderungen werden

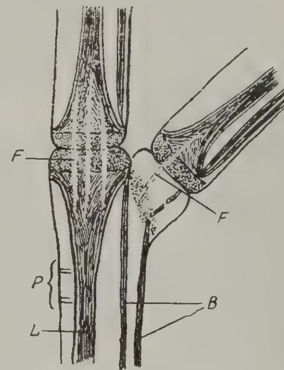
Figur 316. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Cribrilina philomela* G. Busk: *sekundäre Bildung einer verkalkten Decke (Frontalschild) des Aperturfeldes* aus: (*1*) schmalen Platten, die aus Rand-Borsten hervorgegangen sind; (*2*) Parietalmuskeln, die an der primären unverkalkten Frontalwand inserieren; (*3*) Begrenzungslinie des unter dem Frontalschild liegenden Kompensations-Sackes. Vergleiche Figur 301. Vergrößerung 550-fach. (Nach S. F. Harmer 1903)



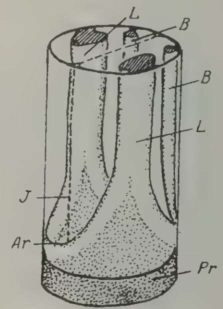
Figur 316.



Figur 317.



Figur 318.



Figur 319.

Figur 317. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Stirpariella mortenseni* E. Marcus: *Habitusbild zur Demonstration, wie basale Autozoide in Kenozoide zur Schaffung eines Stieles und von Stiel-Verzweigungen umgebildet sind.* Regionen des Zoariums: (*S*) Stiel (Kenozoid); (*ZS*) Stiel-Glieder (Kenozoide); (*Z*) Autozoide; (*J*) Reste der die Zoide abgrenzenden Leibeswand. *Stirpariella* besitzt auch Avikularien. Vergleiche Figur 318. Vergrößerung 18-fach. (Nach E. Marcus 1925)

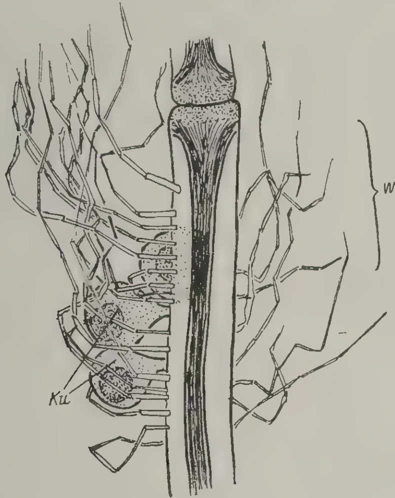
Figur 318. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Stirpariella mortenseni* E. Marcus: *Gelenke durch Verschmelzung von Autozoiden* entstanden im Gebiete *ZS* Figur 317. (*F*) Funikulargewebe; (*B*) Basalwände der Stiel-Glieder; (*L*) linke Lateralwand der Stiel-Glieder; (*P*) Parietalmuskeln. Vergrößerung 70-fach. (Nach E. Marcus 1925)

Figur 319. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Stirpariella mortenseni* E. Marcus: *Stiel-Kenozoid durch Verschmelzung 2er Autozoide entstanden.* (*B*) Basalwände der verschmolzenen Autozoide; (*L*) äußere Lateralwände derselben; (*J*) innere, verschmolzene Lateralwände; (*Ar*) verschmolzene Aperturen der Nachbarzoide; (*Pr*) Proximalwand des Stiel-Gliedes. Vergleiche Figur 318. (Nach E. Marcus 1925)

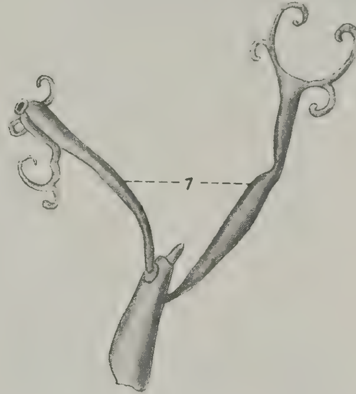
unter den Sammelnamen der einerseits Kenozoide und anderseits Heterozoide zusammengefaßt. Gemeinsam ist allen diesen Fällen die Nichtausbildung oder Zurückbildung des Darm-Komplexes und *bei den Kenozoiden* auch der Mündung.

Zur Gruppe Kenozoide werden die langen, dünnen, röhrenförmigen, Zoid-Knospen erzeugenden, daher fertilen Stolonen und die ähnlich gestalteten, mit einer Haftscheibe endenden, aber sterilen Wurzelfäden oder Rhizoide, die Ranken mit Verankerungshaken und ferner die Stielglieder gerechnet.

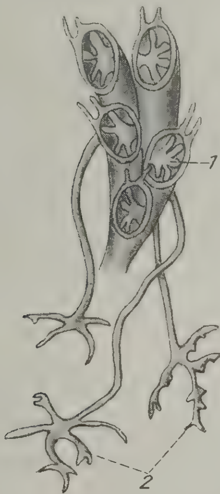
Stielglieder können aus der Verschmelzung von 2 oder mehreren parallel liegenden Autozoiden hervorgehen, deren Leibeswand längsverlaufende Verstärkungsleisten erzeugt. Die Individualität der eben genannten Heteromorphosen und ihre Abgrenzung von Nachbarzoiden kennzeichnen Scheidewände oder Diaphragmen (Figur 317 bis 323).



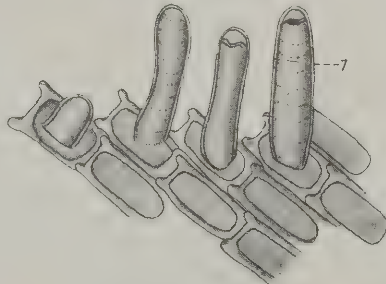
Figur 320. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Stirpariella mortenseni* E. Marcus: *untere Partie des Stieles mit Wurzelfasern (W), die ebenfalls als Kenozoide aufzufassen sind.* (*Ku*) Vorrats-Kenozoide. Vergrößerung 70-fach. (Nach E. Marcus 1925)



Figur 321. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Bugula gracilis* G. Busk: (*1*) *Kenozoide* in der Form schlauchartiger Fortsätze mit Verankerungs-Haken. Vergrößerung 3-fach. (Nach Th. Hincks 1880)



Figur 322.

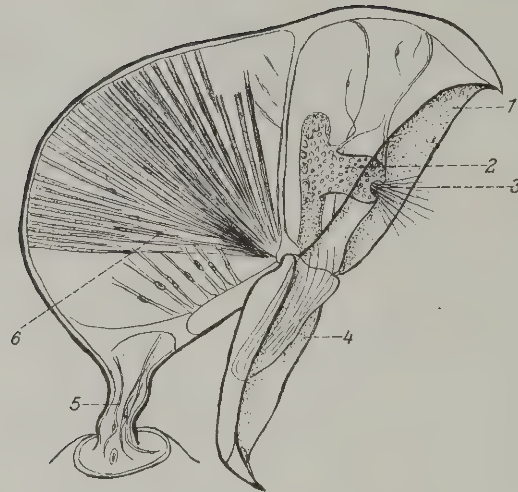


Figur 323. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). – *Membranipora membranacea* C. von Linné: (*1*) *schlauchförmige Kenozoide* (Turm-Zoide) am Rande des Zoariums. Vergrößerung 15-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

Figur 322. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Canda reptans* G. Busk. (*1*) Scutum (Fornix) (vergleiche Figur 315); (*2*) Wurzel-Fasern mit Endverzweigungen zur Befestigung an der Unterlage. Vergrößert. (Nach Ch. W. Teach 1877)

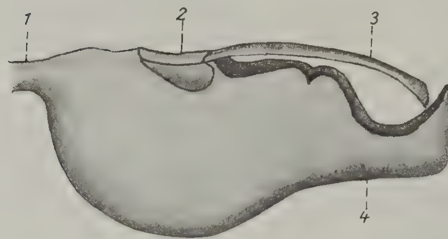
Zu den Heterozoiden werden die Avikularien, die Vibrakularien, die Gonozoiden und die Ooecien gezählt.

Avikular. — Von besonderer biologischer Bedeutung und von morphologischem Interesse sind die Avikularien, welche in der Stammesgeschichte der *Cheilostomata* aus Autozoiden hervorgegangen sind. Der wesentliche Vorgang betrifft einerseits die Zurückbildung des Organ-Komplexes und die Um-



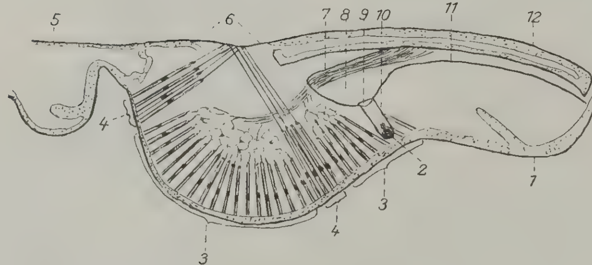
Figur 324.

Figur 324. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). – *Bugula sabatieri* L. Calvet: *das Kenozoid Avikular.* (*1*) Rostrum oder Oberschnabel, aus dem Außenskelett des Rumpfes hervorgegangen; (*2*) Fühlknopf, ein Rest des Darm-Komplexes; (*3*) Sinnes-Haare; (*4*) Mandibel, aus dem Deckel des Autozoids entstanden; (*5*) Stiel mit Funikulargewebe und Rosetten-Platte zur Verbindung mit dem Mutter-Zoid; (*6*) Schließ-Muskel des Deckels. (Nach L. Calvet 1900)



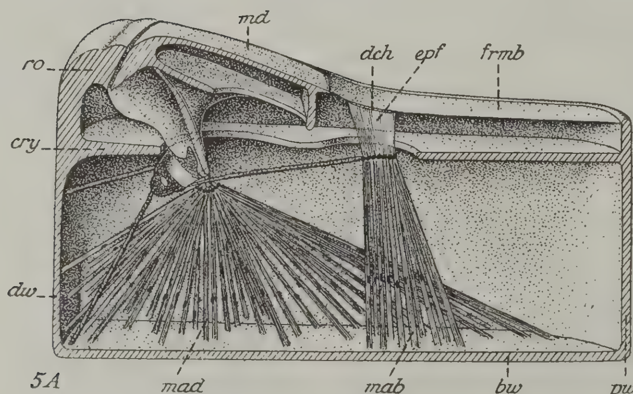
Figur 325.

Figur 325. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Dendrobeania birostrata* N. Yanagi & Y. Okada: *äußere Gestalt eines Avikulars* zum Vergleich mit dem Autozoid. (*1*) Stiel; (*2*) Apertur-feld; (*3*) Mandibel (Deckel); (*4*) Rostrum oder Oberschnabel (Rumpf). Vergrößerung 85-fach. (Nach L. Silén 1938)



Figur 326.

Figur 326. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Dendrobeania birostrata* N. Yanagi & N. Okada: *Längsschnitt durch ein Avikular, innere Anatomie im Vergleich zum Autozoid.* (*1*) Rostrum; (*2*) Rest des Darm-Komplexes; (*3*) Musculus adductor mandibuli; (*4*) eine besondere vordere und hintere Portion dieses Muskels; (*5*) Stiel; (*6*) Frontalmembran; (*7*) Sehne des Adduktors; (*8*) Vestibulum; (*9*) Diaphragma; (*10*) Tentakel-Scheide; (*11*) Vestibularmembran; (*12*) Mandibel. Vergrößerung 90-fach. (Nach L. Silén 1938)



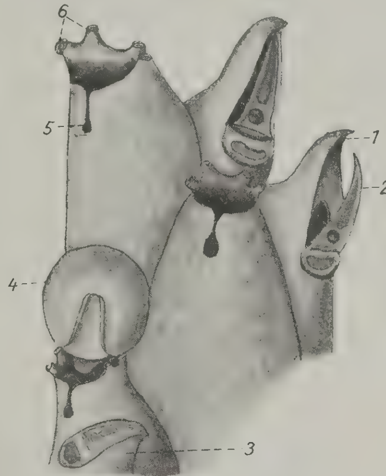
Figur 327.

Figur 327. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). – *Flustra foliacea* C. von Linné: *schematische Darstellung des Baues eines Avikulars.* (*md*) Mandibel; (*dch*) verdickter Teil der Kutikula der Frontalmembran des Avikulars; (*epf*) Verbindungsfäden des Abduktors mit der Frontalmembran des Aperturfeldes; (*frmb*) Frontalmembran; (*pw*) Proximalwand; (*bw*) Basalwand; (*mab*) Musculus abductor mandibuli; (*mad*) Musculus adductor mandibuli; (*dw*) Distalwand; (*cry*) Kryptozyste; (*ro*) Rostrum. Vergrößerung 165-fach. (Nach L. Silén 1938)

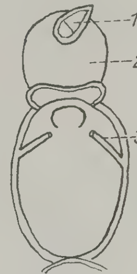
bildung des Rumpfes zu einer veritablen Greifzange. Die Voraussetzungen sind dazu durch die Organisation *des Cheilostomen-Zoids* gegeben, wie sich das aus der Gegenüberstellung der homologen Teile ergibt. Zu einer Zange wandelte sich der Rumpf dadurch um, daß das Operculum zu einer beweglichen Zangenbacke, der Mandibel, und daß der übrige Teil des Rumpfes zum Oberschnabel, Rostrum, wurde, an welchem sich die Mandibel in den Angeln des Operculums bewegen kann (Figur 324 bis 327). Das Öffnen und Schließen der Zange bewirken kräftige, aus der somatischen Muskulatur des Deckels hervorgegangene Muskeln. Vom Darm plus Tentakel-Krone, dem Darm-Komplex und dem



Figur 328.



Figur 329.



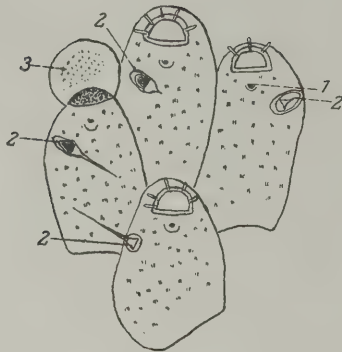
Figur 330.

Figur 328. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Cellaria fistulosa* C. von Linné. (*1*) Mündung des Ooeciums; (*2*) vikariierendes Avikular. Vergrößerung 3-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

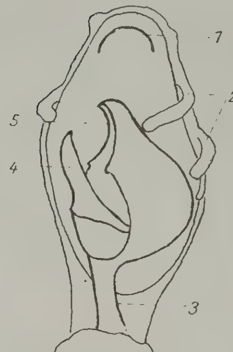
Figur 329. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Retepora solanderia* J. A. Risso. (*1*) Rostrum; (*2*) Mandibel der vikariierenden Avikularien; (*3*) frontales, adventives Avikular; (*4*) Ooecium; (*5*) Sinus; (*6*) Rand-Dornen an der Mündung, die nur die Zoiden am Rande des Zweiges besitzen. Vergrößerung 45-fach. (Nach L. Calvet 1902)

Figur 330. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Membranipora unicornis* J. Fleming. (*1*) kleines adventives Avikular zum Schutze des Ooeciums; (*2*) Ooecium; (*3*) Rand-Dornen des Aperturfeldes. Vergrößerung 50-fach. (Nach G. M. R. Levinsen 1894)

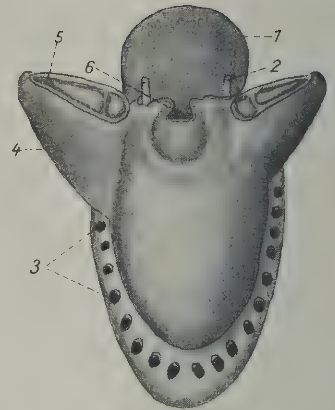
Zerebralganglion ist durch Reduktion nur ein kleiner ovoider Zellhaufen mit Tasthaaren übrig geblieben, der als Fühlknopf bezeichnet wird. Er ist von einer dünnen Membran taschenförmig umschlossen, die der Tentakel-Scheide homolog ist. In dem proximalen Abschnitt des Avikulars ist der Raum fast ausschließlich durch den Schließmuskel und Öffner der Mandibel eingenommen. Auch drüsenartige Körper hat A. W. Waters (1892) bei Avikularien nachgewiesen. Der proximale Teil eines Avikulars kann stielartig verjüngt sein und durch Muskel-Aktion an seiner Insertionsstelle am Autozoide nach verschiedenen Richtungen Bewegungen ausführen. In anderen Fällen sind die Avikularien stiellos und sitzend. Wie verschiedenartig die Form und die Verteilung der Avikularien sein kann, mögen die Abbildungen (Figur 330 bis 336) zeigen. Bemerkenswert ist die große Variabilität dieses Fang- und Wehr-Apparates *nicht allein von Art zu Art, sondern auch innerhalb dieser.*



Figur 331.



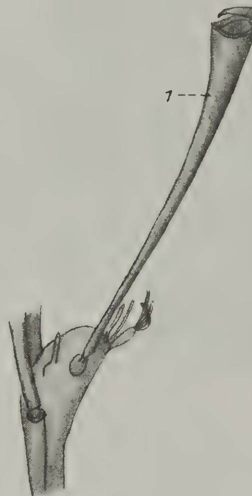
Figur 332.



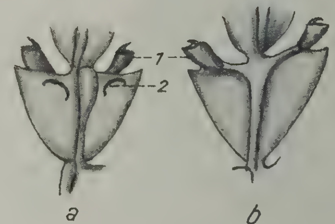
Figur 333.



Figur 334.



Figur 335.



Figur 336.

Figur 331. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Microporella ciliata* P. S. Pallas: *zur Demonstration des Überganges von Avikularien zu Vibrakularien.* (*1*) Ascoporus; (*2*) oben Avikularien, darunter Vibrakularien; (*3*) Ooecium. Vergrößerung 45-fach. (Nach F. S. Harmer 1896)

Figur 332. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Dendrobeania birostrata* N. Yanagi & Y. Okada: *mit großem adventiven, frontalen Avikular zum Schutze der unverkalkten Aperturmembran.* (*1*) Operculun; (*2*) Rand-Borsten; (*3*) Stiel; (*4*) Mandibel; (*5*) Rostrum des Avikulars. Vergrößerung 65-fach. (Nach L. Silén 1938)

Figur 333. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Mucronella coccinea* P. Chr. Abilgaard: *mit 2 lateralen, adventiven Avikularien.* (*1*) Ooecium; (*2*) Dorn der terminalen Apertur; (*3*) Poren; (*4*) sitzendes Avikular; (*5*) Mandibel geschlossen; (*6*) Apertur. Vergrößerung 40-fach. (Nach O. Bidenkap 1897)

Figur 334. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Alsydium lafontii* J. V. Audouin: *mit einem frontalen, adventiven, sitzenden Avikular in Nachbarschaft der terminalen Apertur.* (*1*) Mucro; (*2*) Rand-Dornen; (*3*) Poren-Feld; (*4*) Avikular. Natürliche Größe. (Nach G. Busk 1852)

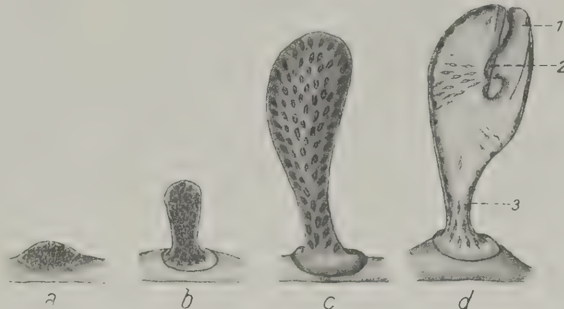
Figur 335. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Bicellaria tuba* G. Busk. (*1*) Avikular auf einem exzessiv langen Stiel. (Nach G. Busk)

Figur 336. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Notamia bursaria* C. von Linné: ***a*** *Frontalseite,* ***b*** *Basalseite zur Demonstration der eigentümlich geformten, gestielten Avikularien,* die an den Zweigen immer zu 1 Paar entwickelt sind. Die sonstige Unbewehrtheit der Zoide ist ebenfalls bemerkenswert. (*1*) Avikular; (*2*) Apertur. Natürliche Größe. (Nach G. Busk 1852)

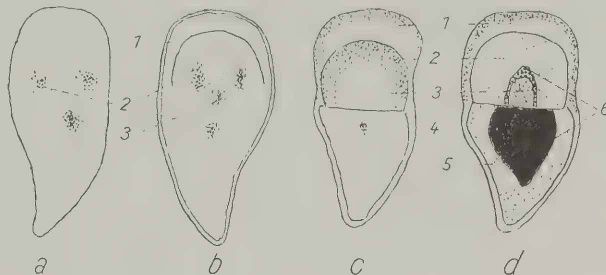
Es werden vikariierende und adventive Avikularien unterschieden. Die erstgenannte Sorte nimmt im Zoarium den Platz eines Zoids ein, während das adventive Avikular als ein Anhängsel eines Autozoids in Erscheinung tritt und nicht die Fähigkeit besitzt, durch Knospung ein neues Individuum zu erzeugen (Figur 328, 329).

Was hier über den Bau des Avikulars mitgeteilt wurde, betrifft nur die allgemeinen Züge dieser Morphen. Eine sehr eingehende, in jüngster Zeit erschienene Publikation von L. Silén (1938) behandelt das Avikular *der Cheilostomata anasca* sehr ausführlich und sie ist deshalb so verdienstvoll, weil der Autor eine ganze Reihe von Fragen analysierte und klarstellte.

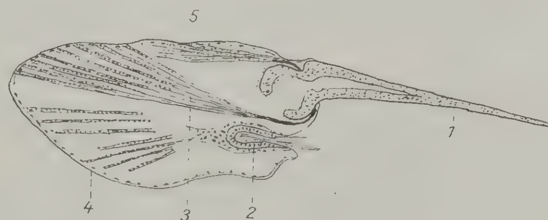
Die Vorgänge der Entwickelung eines Avikulars aus einer Knospen-Anlage in bezug auf die Bildung der Organe sind in den Figuren 338, 377 zur Anschauung gebracht. Die biologische Bedeutung der Avikularien liegt in der Abwehr kleiner freibeweglicher Tier-Formen und in der Verhinderung des Bewuchses der Bryozoen-Kolonie durch andere sessile Lebens-Formen.



Figur 337. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Bugula sabatieri* L. Calvet: *einige Stadien der Entwickelung des Avikulars aus Knospen in der äußeren Erscheinung.* **a** bis **d**: (*1*) Mandibel; (*2*) Stelle des rudimentären Darm-Komplexes; (*3*) Stiel. (Nach L. Calvet 1900)



Figur 338. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Flustra foliacea* C. von Linné: *Stadien der Knospung von Avikularien im optischen Schnitt*, von der Frontalseite gesehen. Die Entwickelungs-Vorgänge und -Zentren machen sich durch Zell-Anhäufungen bemerkbar. (*2*) und (*3*) betreffen in **a** und **b** die Anlagen der Adduktoren und Abduktoren der künftigen Mandibel und (*3*) des Darm-Komplexes; (*1*) Umgrenzung der Mandibel; in **c** und **d** (*1*) Rostrum; (*2*) Mandibel; (*3*) Lucida (hellere Chitin-Zone); (*4*) die Anlage des Darm-Komplexes; (*5*) Kryptozyste; (*6*) Lücken in der letzteren. Vergrößerung 65-fach. (Nach L. Silén 1938)

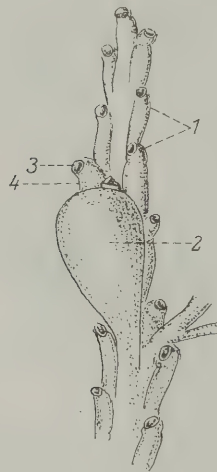


Figur 339. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Caberea boryi* J. V. Audouin: *Längsschnitt durch ein Vibrakular.* (*1*) Mandibel; (*2*) rudimentärer Darm-Komplex (Fühl-Hügel); (*3*) Musculus adductor mandibuli; (*4*) Leibeswand; (*5*) Musculus abductor mandibuli. Vergrößerung 130-fach. (Nach L. Calvet 1900)

Vibrakular. — Der Bau eines Vibrakulars wird verständlich durch die Vorstellung, daß im Werdegang seiner Entstehung die Rumpf-Region, welche beim Avikular den Oberschnabel liefert, fast ganz zurückgebildet ist, während die Mandibel die Gestalt einer langen Borste, ähnlich einer schwingenden Peitschenschnur, eingenommen hat. Zur Reizaufnahme dient auch in diesem Falle ein Sinneskegel. Bei Beachtung von Vibrakularien am lebenden Tier in ihren ziellosen Herumschwenken der Geißeln gemahnt der Eindruck an

die Situation, wenn wir durch planloses Herumschlagen eine uns belästigende Mücke abwehren wollen (Figur 339).

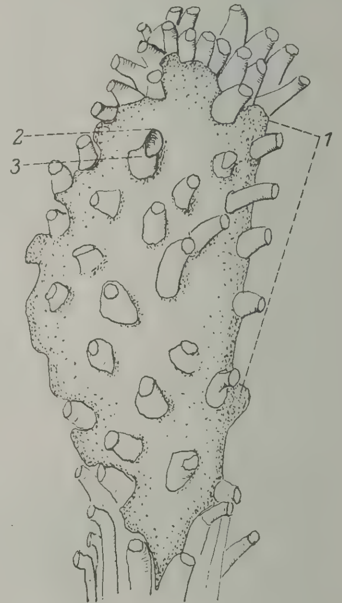
Gonozoide. — Als Heterozoide sind die Gonozoide *fast aller Cyclostomata* zu bewerten. Dem Wesen nach sind es im Ausgangspunkt Zoide, welche ein oder mehrere in Entwickelung begriffene Eier enthalten. Sie gehen also aus fertilen Autozoiden hervor und bieten dem befruchteten Ei oder den Eiern und den aus ihnen entstehenden Larven Raum zur Entwickelung und Schutz gegen Schädlichkeiten der Umwelt. In dem Maße als sich der Embryo entwickelt, degeneriert meist der zugehörige Darm-Traktus und wird zum Embryophor, welcher auch Nährmaterial an den Keim abgibt.



Figur 340.

Figur 340. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cyclostomata). — *Crisia denticulata* J. B. P. de Lamarck: *fertiles Internodium.* (*1*) und (*3*) Autozoiden; (*2*) Gonozoid; (*4*) Apertur desselben (Weiser zu kurz). (Nach S. F. Harmer 1891)

Figur 341. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cyclostomata). — *Entolaphera regularis* P. H. MacGillivray: *ein Teil eines Zoariums mit* (*1*) *Gonozoid,* das sich in dem Raum zwischen Autozoiden ausgebreitet hat; (*2*) Apertur; (*3*) Tubulus des Gonozoids. Vergrößerung 15-fach. (Nach F. Borg 1926)



Figur 341.

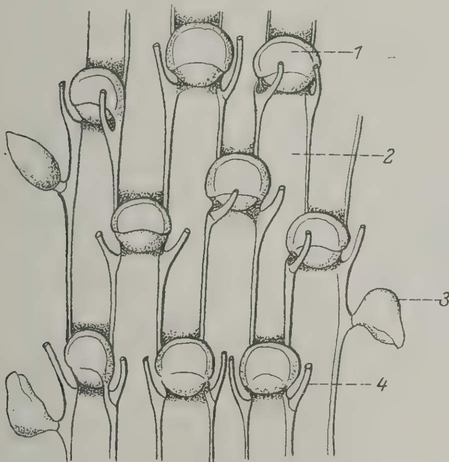
Im Zoarium fallen die Gonozoiden durch ihre blasenförmige Gestalt und durch ihre Größe im Vergleich zu den Autozoiden auf. Eine sichere Bestimmung der Spezies *mancher Vertreter der Cyclostomen* ist nur bei Vorhandensein von Gonozoiden möglich. Ihre Größenzunahme kommt in bestimmten Fällen dadurch zustande, daß die Leibeshöhle von Nachbarzoiden durch Auflösung der trennenden Zwischenwände in die Brutkammer mit einbezogen wird. Der Brutraum ist also bei Gonozoiden zölomatische Leibeshöhle. Die bezüglichen Bildungsvorgänge der Gonozoiden sind zum Teil komplizierter Art, deren Analyse und Klarstellung das Verdienst von S. F. Harmer und neuerdings von F. Borg (1933 Seite 363ff.) ist (Figur 340, 341).

Die Apertur der Brutkammern ist meist auf die ursprüngliche Apertur des fertilen Zoids zurückzuführen, in welchem 1 oder mehrere Eier die Veranlassung — vielleicht auf dem Wege von Hormonen — für die Umbauvorgänge abgegeben haben. Das Mündungsgebiet des Brutraumes nach außen hat oft die Gestalt einer kurzen Röhre, Tubulus genannt. Das Orificium kann aber auch an sogenannten Alveoli, das sind zölomatische Räume zwischen Zoiden, entstehen.

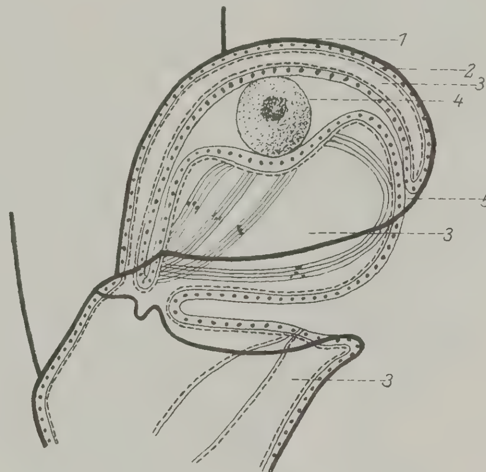
Ooecium oder Ovicelle. — *Viele Cheilostomata* haben eine Bruteinrichtung, die als Ooecium oder Ovicelle bezeichnet wird und die sich in ihrer Entstehung und ihrem Bau grundsätzlich von den eben besprochenen Gonozoiden unterscheidet. Im letzten Falle ist ein einzelnes Autozoid in eine Brutkammer umgewandelt und

der Brutraum hat die Eigenschaften von Zölom, oder er ist aus der Leibeshöhle mehrerer Autozoide hervorgegangen. Im Gegensatz dazu handelt es sich bei dem Ooecium nur um einen adaptierten Teil eines fertilen Autozoids, das selbst in seiner eigenen Organisation keine Veränderung erleidet (Figur 342, 382). Der Brutraum ist hier Außenwelt im Verhältnis zum Zoid. Dem Grundplan nach kommt diese Bildung dadurch zustande, daß die Leibeswand des fertilen Zoids durch 2 blasenförmige Ausstülpungen einen Brutraum bildet, in welchem das Ei bei der Ei-Ablage erst hineingebracht werden muß. Außen ist das ganze von einer starken Chitinhülle geschützt (Figur 343).

Die obere Blase der Brutkapsel füllt die Konkavität der halbkugeligen, verdickten und verkalkten chitinigen Ooeciumhülle aus. Die beiden Blätter dieser



Figur 342.



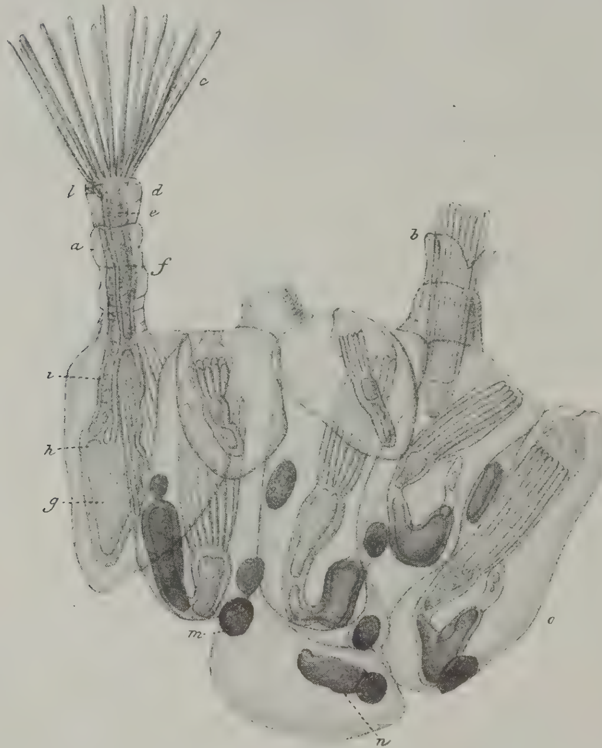
Figur 343.

Figur 342. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Bugula sabatieri* L. Calvet: *Teil eines Zoariums.* (*1*) Ooecium, das jedes der Zoide ausgebildet hat; (*2*) Autozoid; (*3*) Avikular; (*4*) Rand-Dorn. (Nach L. Calvet 1900)

Figur 343. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Bugula sabatieri* L. Calvet: *schematischer Schnitt durch ein eitragendes Ooecium.* (*1*) chitinige Schutz-Hülle; (*2*) ektodermales Körper-Epithel und die gestrichelte Linie bedeutet die Somatopleura; (*3*) Zölom; (*4*) Ei, dessen Brut-Raum extrasomatisch ist; (*5*) Zugang zum Brut-Raum; die Bänder in der unteren Brut-Blase sind die Muskeln derselben. (Nach L. Calvet 1900)

Blase schließen zwischen sich nur einen engen, spaltenförmigen Raum ein, der ein Derivat der allgemeinen Leibeshöhle des zugehörigen Autozoids ist. Ihrem Wesen nach sind die Blätter der Blase Leibeswand. Deshalb kann von ihnen die erwähnte halbkugelige Schutzhülle erzeugt werden. Die untere Blase ist die größere und liefert einen Abschluß des zwischen beiden Blasen gelegenen eigentlichen Brutraumes, der also Außenraum zum Tierkörper ist. Der Zugang zum Brutraum liegt an der Stelle, wo die proximalen Randpartien beider Blasen die Brutkammer nach außen abschließen. Diese Stelle befindet sich gerade über dem Orificium des Zoids, genauer gesagt über dem Mundfeld der Tentakel-Krone. Bei der unteren Blase hat die Region, auf welcher das Ei und später der Embryo ruht, die Form einer konkaven Schale, welche von Zylinder-Epithel gebildet wird und einen Embryophor darstellt.

Der mesodermale Anteil beider Blasen ist nur schwach ausgebildet. In dem Schema Figur 343 ist er aus didaktischen Gründen als eine zusammenhängende Schicht durch eine gestrichelte Linie ausgedeutet. In der unteren größeren Blase treten bei der Aufnahme des Eies und bei der Geburt der Larve antagonostisch wirkende Muskelbänder (Dilatatoren und Konstriktoren) in Tätigkeit.



Figur 344. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata).— *Alcyonidium gelatinosum* C. von Linné: *Teil eines Zoariums.* Ein Zoid hat seine Tentakel-Krone entfaltet, bei den übrigen Zoiden ist der Darm-Komplex invaginiert. Andere Individuen sind zum Teil noch im Knospungs-Stadium, zum Teil sind sie bereits in Degeneration begriffen und enthalten nur noch braune Körper (*m, n*). Natürliche Größe. (Nach J. P. van Beneden 1845)

Die besagten Ooecien können an verschiedenen Stellen des Autozoids zur Ausbildung kommen. Danach werden hyperstomiale Ovicellen unterschieden — solche finden sich *bei den meisten Cheilostomen-Arten* —, wenn sie vor, also distal von dem Orificium des Zoids an seiner Frontalseite (*bei Bugula*) gelegen sind. In solchem Falle sind sie als halbkugelige Vorwölbungen ohne weiteres sichtbar und verleihen dem Zoarium ein besonderes Gepräge, oder die Brutkammern können im selben Gebiet gelegen in die Tiefe versenkt und versteckt sein. In diesem Falle werden sie endozoidale Ooecien genannt. Als Beispiel hierfür seien *die Flustridae* angeführt. *Bei den Pseudostega* (*Cheilostomata*) funktioniert eine Aushöhlung der dicken Frontalwand als entotoichiales Ooecium.

Mit der eben gegebenen Darstellung ist nur ein leicht verständlicher Schulfall beschrieben worden. Es sind aber noch Abänderungen von Ooecien bekannt geworden, deren Analyse schwierig ist und in den Originalarbeiten, wie bei G. M. R. Levinsen (1909) und H. O. Donoghue (1924 Seite 28), nachzulesen wären.

Die Tentakel-Krone. — Die Tentakel-Krone ist, wie schon erwähnt, eine für die Bryozoa sehr charakteristische und wichtige Einrichtung, die für den Erwerb der Nahrung, für den Gasaustausch zu sorgen hat und überdies der Vermittlung der Reize der Außenwelt dient. Auf Grund entwickelungsgeschichtlicher Vorgänge ist sie als eine postorale Bildung in der Form schlauchförmiger Ausstülpungen des Mundrandes aufzufassen. Da die Mund-Öffnung *bei den Stelmatopoda* rund ist, sind die Tentakel auf der Linie eines Kreises angeordnet. Im entfalteten Zustand der Tentakel-Krone divergieren die Tentakel untereinander mit ihren freien Enden.

Sie liegen demzufolge auf der Mantelfläche eines mit der Spitze der Mund-Region aufgesetzten Kegels. Der Tentakel-Apparat läßt sich auch in seiner Wirkung mit einem Trichter vergleichen, indem er die aus dem Wasser abfiltrierte Nahrung sammelt und in den Darmkanal überführt. Eine Tentakel-Membran, welche die proximalen Abschnitte der Tentakel miteinander verbindet, wie dies *bei den lophoden Bryozoen* der Fall ist, ist *bei den Stelmatopoda* nicht oder *nur andeutungsweise* (*Zoobotryon*) ausgebildet (Figur 344, 345, 349).

Lophophor. — Die Tentakel konvergieren in der proximalen Richtung miteinander und sind in jenen Leibeswand-Abschnitt eingepflanzt, welcher den Mund begrenzt, und dieser Teil der Körperwand wird eben als Lophophor oder Tentakel-Träger bezeichnet. Eine gewisse morphologische Abgrenzung erhält der Tentakel-Träger durch den Lophophor-Kanal, der nach außen von der Leibeswand des Lophophors und nach innen von der Pharynxwand und außerdem nach rückwärts durch das Diaphragma begrenzt wird. Vergleichend anatomisch wird der Lophophor-Kanal auf eine Leibeshöhlen-Kammer zurückgeführt, wie dies im Kapitel »Zölom« gezeigt wird. Im besagten Lophophor-Kanal, angeheftet an die Analseite des Pharynx, liegt ferner das Gehirn-Ganglion.



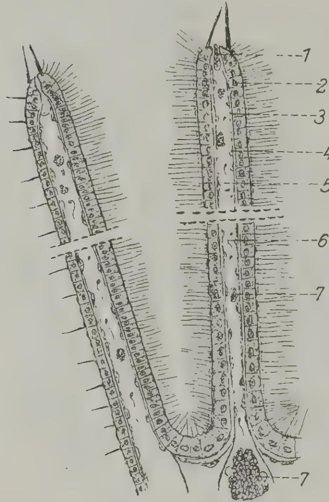
Figur 345. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *Endabschnitt eines Zweiges.* Die Zoiden sind in verschiedenen Zuständen der Entfaltung der Tentakel-Kronen dargestellt. (*3*) brauner Körper, das benachbarte Zoid befindet sich in beginnender Degeneration; (*2*) Strang des Funikulargewebes; (*1*) sind Knospen in verschiedenen Phasen ihrer Entwickelung. Vergrößerung 50-fach. (Original)

Der einzelne Tentakel hat die Form eines dünnen, langen, annähernd durch die ganze Länge gleich dicken Schlauches. Wie an Querschnitten zu sehen ist, besteht die Wand eines Tentakels aus einem 1-schichtigen Außenepithel ektodermaler Herkunft, das eine als Stützgerüst funktionierende Basalmembran erzeugt und zuinnerst aus einer peritonealen Schicht, die das zölomatische Lumen, die Tentakel-Höhle, begrenzt (Figur 346).

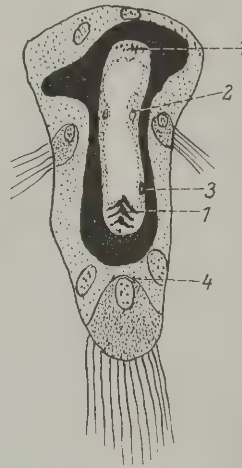
Im Querschnitt zeigt der Tentakel eine 3-eckige Gestalt, die bei Betrachtung der eingezogenen Tentakel-Krone verständlich wird. Jeder Tentakel stellt dann

einen Sektorausschnitt einer kreisförmigen Scheibe dar und dadurch erscheint der in diesem Zustande zur Verfügung stehende Raum aufs Vollkommenste ausgenützt. Wenn das Querschnittbild ins Körperliche rekonstruiert wird, ist zu ersehen, daß 1 Außenfläche und 2 Seitenflächen an jedem Tentakel zu unterscheiden sind, welch letztere an seiner oralen Seite zu einer abgerundeten Kante zusammenstoßen (Figur 347, 348).

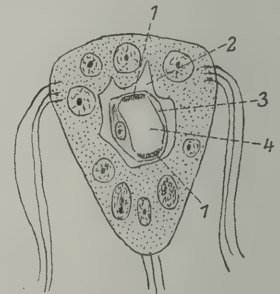
Im Außenwand-Epithel bildet nach der Darstellung von H. Graupner (1930 Seite 61 Figur 19) die orale Kante des Tentakels von *Flustrella hispida* O. Fabricius eine Reihe großer Zellen, die lange, im Leben lebhaft schlagende Zilien besitzen.



Figur 346.



Figur 347.



Figur 348.

Figur 346. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *Tentakel im optischen Längsschnitt.* (*1*) Porus an der Spitze des Tentakels, eine Amöbozyte im Ausstoßen begriffen; (*2*) ektodermales Körper-Epithel; (*3*) Stütz-Substanz; (*4*) Zölothel-Auskleidung des Tentakel-Lumens; (*5*) Tentakel-Höhle; (*6*) Spermien; (*7*) Amöbozyte. Zu beachten sind die Sinnes-Haare an der Tentakel-Spitze und beim linken Tentakel (Profilansicht) zahlreiche Sinnes-Haare an der Außenseite. Vergrößerung 125-fach. (Original)

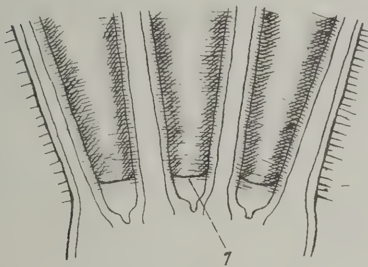
Figur 347. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius: *Querschnitt durch den Tentakel.* (*1*) Längsmuskel-Fasern; (*2*) motorischer Tentakel-Nerv; (*3*) Zölothel der Tentakel-Höhle; (*4*) sensibler Tentakel-Nerv; Stütz-Membran als schwarzes, breites Band dargestellt. Vergrößerung 1225-fach. (Nach H. Graupner 1930)

Figur 348. Vermes oligomera: Bryozoa (Cyclostomata). — *Lichenopora fimbriata* G. Busk: *Querschnitt durch den Tentakel.* (*1*) Längsmuskel-Fasern; (*2*) Stütz-Membran; (*3*) Zölothel der Tentakel-Höhle; (*4*) Zölom des Tentakels. Vergrößerung 1500-fach. (Nach F. Borg 1926)

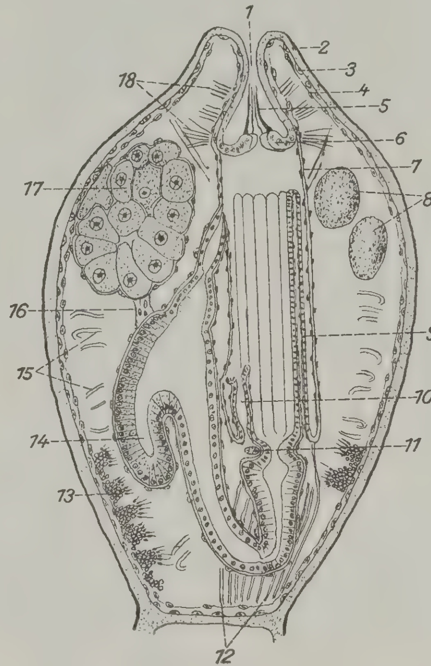
Die Seitenflächen werden auch nur von wenigen großen Zellen aufgebaut. Ihrer Form nach müßten sie die Gestalt von dicken Plattenepithel-Zellen haben. Das Besondere dieser Region der Tentakel ist, daß hier ein schmaler, sich auf die ganze Länge des Tentakels erstreckender Streifen von Wimperhaaren vorhanden ist. Nach Beobachtungen am lebenden Objekt schließen diese Wimperstreifen in der proximalen Region der Tentakel-Krone den Raum oder die Passage zwischen 2 benachbarten Tentakeln ab. Da die Zilien der erwähnten Wimperstreifen sich fast starr verhalten oder nur sehr wenig bewegen, wirken sie als eine Filtereinrichtung, für die durch die Tätigkeit der Wimpern an der oralen Tentakel-Kante herbeigestrudelte Nahrung (Figur 349).

Nach der Zahl der Zell-Kerne im Querschnitt zu schließen, setzen auch nur wenige Zellen die aborale Wand der Tentakeln zusammen. Am lebenden Tier lassen sich hier starre Tasthaare, die von der Basis zur Spitze des Tentakels an Zahl zunehmen, obwohl sie im ganzen dünn gesät sind, beobachten.

Unter dem Außenepithel des Tentakels liegt eine Stützmembran, die entsprechend der Gestalt desselben eine Röhre bildet. An der Basis der Tentakel-Krone vereinigen sich diese Röhrenstücke zu einem ringförmigen Band. Durch



Figur 349. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *ein Stück der Tentakel-Krone* zur Demonstration bei (*1*) der schwach ausgebildeten Tentakel-Membran. Vergrößerung 100-fach. (Original)



Figur 350.

Figur 350. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius: *medianer Längsschnitt durch ein Zoid mit invaginiertem Darm-Komplex.* (*1*) Mündung und Vestibulum; (*2*) Kutikula und die darunter befindliche verkalkte Schicht; (*3*) ektodermales Körper-Epithel; (*4*) Zölothel des Rumpf-Zöloms; (*5*) Colare; (*6*) Diaphragma; (*7*) Tentakel-Scheide; (*8*) Eier; (*9*) Tentakel; (*10*) Intertentakular-Organ; (*11*) Zerebralganglion; (*12*) Retraktor-Muskel; (*13*) Hoden; (*14*) Coecum des Magens; (*15*) Parietalmuskeln; (*16*) Funiculus; (*17*) Ovarium; (*18*) Parietovaginal-Muskeln. (Nach H. Prouho 1892)

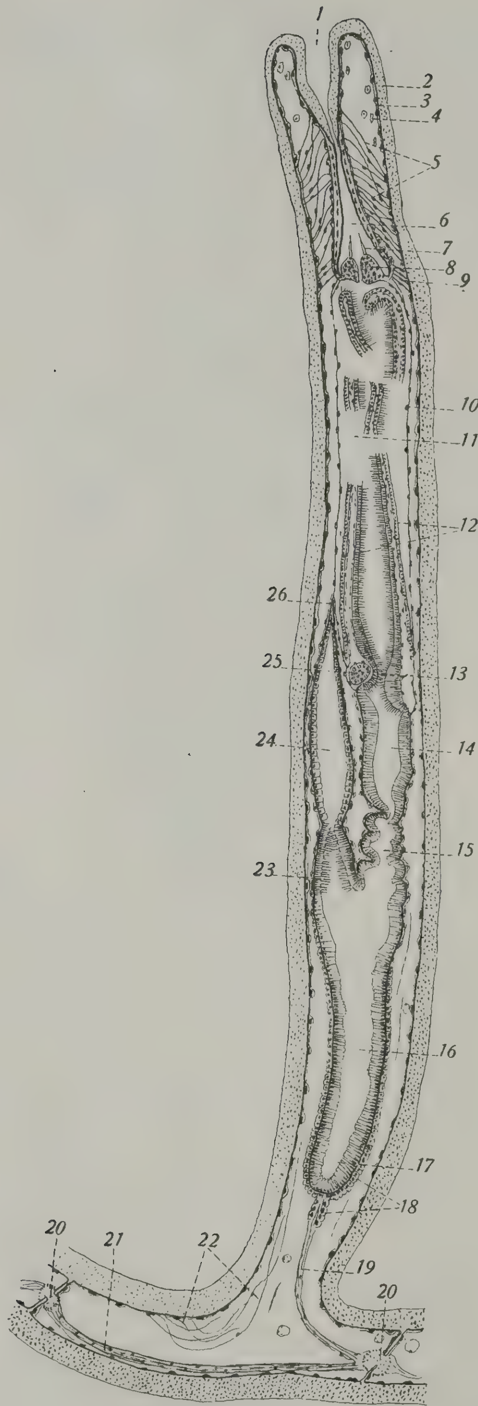
Mazeration läßt sich das Stützgerüst der Tentakel-Krone als ein Ganzes zur Darstellung bringen, das der Form nach eine verkleinerte Wiedergabe des Tentakel-Apparates ist.

Das Lumen des Tentakels, die Tentakel-Höhle, welche einen Teil des Zöloms der Tentakel-Krone ausmacht, wird von Peritoneum ausgekleidet, das sich in Schnittpräparaten als eine dünne protoplasmatische Schicht mit spärlich eingestreuten Kernen darstellt. Diese Auskleidung besitzt den Charakter eines Epithels im Sinne von Zölothel (Figur 346 bis 348).

Im Lumen der Tentakel sind Amöbozyten und gelegentlich auch andere geformte Elemente der Leibeshöhlenflüssigkeit, wie zum Beispiel Spermien, zu finden.

An der Spitze jedes Tentakels besteht durch einen kurzen Kanal eine Verbindung der Tentakel-Höhle mit der Außenwelt. Die innere Öffnung jenes Kanals ist nicht selten durch einen Schleimpfropf oder durch Amöbozyten verschlossen.

In die mesodermale Auskleidung sind an der rechten und linken Seite je 1 sensibler und motorischer Längsnerv eingelagert und entlang der Innen- und



Figur 351.

Außenwand Längsmuskelfasern, von welchen jene am oralen Bezirke als Beuger und auf der aboralen Seite als Strecker funktionieren.

Der Darmkanal. — Am Darmtraktus *der Stelmatopoda* sind als Hauptabschnitte zu unterscheiden: Mund, Pharynx, Ösophagus, Magen, Intestinum und Rectum (Figur 272, 281, 282, 350, 351).

Das Darmrohr zeigt, wie schon erwähnt, die Gestalt einer U-förmigen Schleife und dieser Zustand hat zur Folge, daß der After am Vorderende des Körpers in der Nachbarschaft des Mundes liegt. Die Darmschleife selbst ist im Hinterleib geborgen.

Die Länge, die Gestalt und die Form der aufgezählten Abschnitte des Darmrohres sind *bei den einzelnen Abteilungen der Stelmatopoda verschieden* im Sinne der Variation eines Grundschemas. Diese Verschiedenheit scheint in einem gewissen Grade im Zusammenhang mit der Gestalt des Zoids, mit der Lage des Orificiums, mit der Größe der Nahrungs-Objekte und mit anderen Momenten zu stehen. *Bei den Cyclostomata* mit mehr oder weniger röhrenförmigen Zoiden ist die Darmschleife im Vergleich *zu den Cheilostomata* länger und schlanker. In der Literatur ist die Morphologie des Darmes leider wenig berücksichtigt. Dies wird verständlich, da insbesondere seine Untersuchung am lebenden Objekte mit Schwierigkeiten verbunden ist. Aus diesem Grunde wird

Figur 351. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Cylindroecium dilatatum* Th. Hincks: *medianer Längsschnitt durch ein Zoid mit invaginiertem Darm-Komplex,* welcher dank ausreichenden Raumes im Rumpfe geradegestreckt bleibt. (*1*) Mündung; (*2*) Kutikula; (*3*) ektodermales Körper-Epithel; (*4*) Mesenchym-Zellen; (*5*) Parietovaginal-Muskeln; (*6*) Vestibulum; (*7*) Colare; (*8*) Diaphragma; (*9*) Parieto-Diaphragma-Muskeln; (*10*) Tentakel-Scheide; (*11*) Atrium; (*12*) Tentakel; (*13*) Mund; (*14*) Pharynx; (*15*) Cardia; (*16*) Magen; (*17*) Coecum desselben; (*18*) Geschlechts-Zellen für die Anlage des Ovariums; (*19*) Funiculus; (*20*) Rosetten-Platte; (*21*) Funikulargewebe; (*22*) Fasern des Retraktors. Vergrößerung 66-fach. (Nach L. Calvet 1900)

die folgende Beschreibung auf eigenen Beobachtungen an der ctenostomen Form *Zoobotryon pellucidum* Ch. G. Ehrenberg beruhen. Hierzu muß aber bemerkt werden, daß gerade *diese Gattung* weitergehendere Differenzierungen am Darme aufweist, als dem einfacheren Normalschema wie innerhalb *der Cyclostomata und Cheilostomata* entspricht.

Die Abgrenzung der einzelnen aufgezählten Abschnitte des Darmes ist immerhin schon am ganzen Objekte möglich, in exakter Weise gelingt dies aber nur an Schnittpräparaten. Solche zeigen dann recht mannigfache und verschiedene histologische Bilder.

Der Mund liegt im Zentrum und am Grunde der Tentakel-Krone. Solange er nicht einen Nahrungsballen aufnimmt, erscheint er durch eine ringförmige Zusammenziehung seiner Wand, dem Mundring, nach Art einer Ringklappe geschlossen. Erst zwecks Durchtrittes von Nahrung und Überführung in den Pharynx öffnet sich diese kreisförmige Mundumrandung (Figur 492).

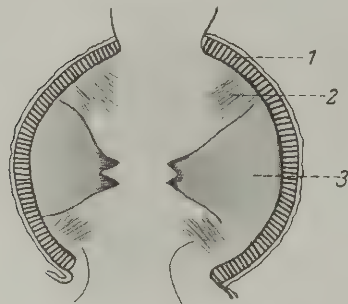
Im Vergleich zu den Lophopoda (Phylactolaemata) unter den Bryozoa und zu den Phoronidea und Brachiopoda wird der Mund *der Stelmatopoda* als ungeschützt bezeichnet. Im Grunde genommen ist dies eine unzutreffende Ausdrucksweise. Im vorliegenden Falle wird eben der Mund auf eine andere Art geschützt, indem an Stelle einer Art Oberlippe, des Epistoms, hier eine Ringklappe wirksam ist.

Das Epithel der oralen Seiten der Tentakel setzt sich in das Epithel des Mundringes fort. Dabei gehen die mehr kubischen Zellen des Tentakels in zylindrische Zellen mit bandförmigen, chromatinreichen Kernen über. Dadurch entsteht unterhalb des Mundringes eine scharfe Grenze gegenüber dem Epithel des Pharynx. Dazu kommt, daß das Epithel des Mundes ebenso wie das der Tentakel lebhaft wimpert, während der Schlund unbewimpert ist. Bis zu dieser Grenze wird die am geschlossenen Munde angeschoppte Nahrung durch die Aktion der Wimpern in den Pharynx hineingefegt.

Der Pharynx hat unterhalb des Isthmus des Mundringes seinen größten Durchmesser; er verjüngt sich dann weiterhin und geht in den Ösophagus über. Zwischen diesen beiden Abschnitten des Vorderdarmes, zwischen Pharynx und Speiseröhre, ist eine deutliche Grenze durch den histologischen Charakter ihrer Epithelien gesetzt. Der Schlund ist mit besonders beschaffenen, hohen, zylindrischen Zellen ausgekleidet, deren kleine, runde Kerne ganz an ihrem basalen Ende liegen. Diese Zellen gewinnen durch ihre dicken Zellwände und durch eine geschichtete und dicke Kutikula und ferner noch dadurch ein sehr markantes Aussehen, daß im Schnittpräparat ihr Plasmaleib leer zu sein scheint. Mit einem Wort, es handelt sich hier um verhornte Zellen. Am distalen Ende zeigt der Pharynx einen in 3 Zipfel ausgezogenen Querschnitt, im übrigen Teil einen annähernd kreisrunden. Eine weitere Eigentümlichkeit ist der Besitz einer kräftigen Ringmuskulatur. Die Nahrung wird hier geschluckt und auf diese Weise im Vorderdarm weitergetrieben.

Der Ösophagus erweist sich im Vergleich zum Pharynx als ein schlauchartiger und dünnwandiger Abschnitt, dessen Epithel aus kubischen Zellen von drüsigem Charakter gebildet wird. Das proximale Ende ist kropfartig erweitert. Bei eingezogenem Polypid knickt der Darm unter dem Zwang des beengten Raumes in der Leibeshöhle an 2 Stellen, und zwar an der Grenze des Pharynx und an dem

proximalen Ende des Ösophagus ab. Wie in dem Abschnitt über die Verdauung der Nahrung gezeigt wird, erfüllt der Ösophagus mit seiner kropfartigen Erweiterung die Aufgabe eines Reservoirs für die aufgenommene Nahrung (Figur 272).



Figur 352. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *optischer Längsschnitt durch den Kau-Magen.* (*1*) mächtige Ringmuskel-Schicht; (*2*) Epithel mit Verhornung der freien Enden der Zellen in Form von borstenartigen Fasern; (*3*) Kau-Zähne durch Verhornung von Epithel-Zellen. Vergleiche Figur 353. Vergrößerung 250-fach. (Nach dem Leben, Original)

Ein *bei Zoobotryon* besonders ausgebildeter Teil des Vorderdarmes ist der Kau-Magen. Schon am lebenden Tier fällt dem Beobachter der gegen den Ösophagus und gegen den Magen sich scharf abgrenzende Abschnitt des Darmrohres auf, der durch seine dicke Wand und bei oberflächlicher Einstellung des Mikroskopes durch ein Mosaik von scharf umschriebenen und in regelmäßigen Reihen angeordneten und hell erscheinenden quadratischen Feldern auffällig in Erscheinung tritt. Schnitte durch diese Kammer des Darmes lehren, daß sich das auskleidende Epithel aus großen und zum Teil sehr hohen Zellen zusammensetzt, die voneinander distant stehen. An der abanalen und analen Seite des Kaumagens zeigen diese Zellen scharfkantige und zackige und verhornte freie Enden. Schon dem Ansehen nach erinnern sie an zahnartige Bildungen und sind auf Grund ihrer Funktion Zähnen zu vergleichen.



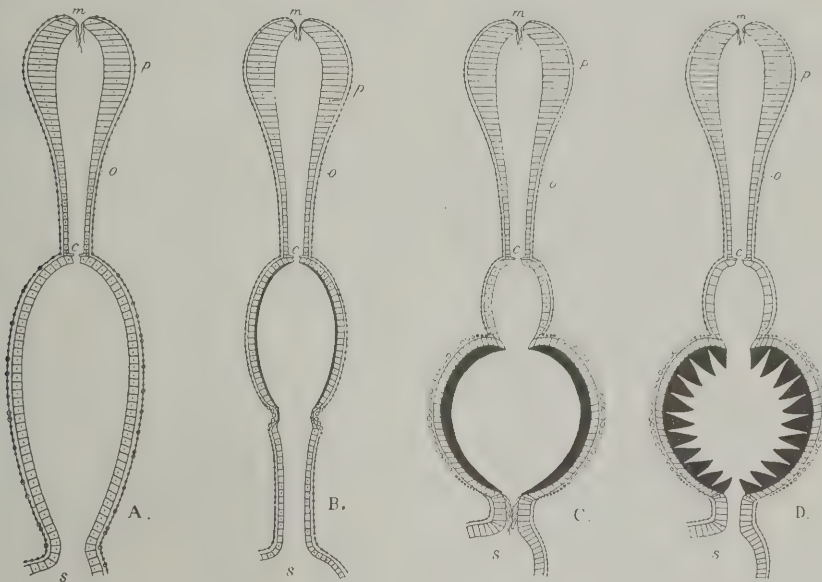
Figur 353. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *Querschnitt durch den Kau-Magen.* (*1*) Splanchnopleura; (*2*) Ringmuskel-Schicht; (*3*) Kau-Zähne; (*4*) Enddarm; (*5*) Epithel mit Verhornung in Form von Bürstchen. Vergrößerung 500-fach. (Original)

Die beiden anderen Quadranten des Epithels werden ebenfalls von großen, aber weniger hohen Zellen ausgefüllt, deren freie Enden zu pinselartigen Bildungen verhornt sind (Figur 352, 353).

Den Werdegang der Differenzierungen des Vorderdarmes, wie sie eben *für Zoobotryon* beschrieben worden sind, hat N. Annandale (1916 Seite 20 und folgende) *bei einigen Vertretern der Ctenostomata* in Vergleich genommen und die Ergebnisse in einem lehrreichen Diagramm zur Darstellung gebracht (Figur 354 ***A*** bis ***D***).

Bei der Überprüfung noch anderer Vertreter *der Ctenostomata* würden sich vielleicht weitere Zwischenstadien der hier zur Anschauung gebrachten Etappe der Differenzierung des Vorderdarmes auffinden lassen.

Jede der 3 Unterordnungen *der Stelmatopoda* hat in ihrer Eigenentwickelung besondere Ausstattungen erlangt. Bei den an und für sich einfach gebauten *Ctenostomata* scheint die Bildung des Kaumagens der Erfolg einer Progression zu sein. Diese Errungenschaft hat in der Lebensgeschichte dieser Gruppe insofern eine Bedeutung, als die besagte Einrichtung sie befähigt, die Ernährung auf eine breitere Basis durch Ausnützung auch größerer Planktonten, als sie durchschnittlich den Bryozoen zugemessen sind, zu stellen.



Figur 354. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Diagramme zur Darstellung der Entstehung des Kau-Magens:* ***A*** *Paludicellidae* P. Gervais; ***B*** *Victorellidae* S. Kent; ***C*** *Hislopiidae* M. S. Carter; ***D*** *Vesiculariidae* J. V. Thompson. (*m*) Mund; (*p*) Pharynx; (*o*) Ösophagus; (*c*) Klappe des Ösophagus; (*s*) Magen. (Nach N. Annandale 1916)

Die Nahrung im Lumen des Kaumagens wird dadurch mechanisch bearbeitet, daß diese verhornten Zellen durch eine kräftige Ringmuskulatur gegeneinander bewegt werden. Ihre Anordnung, nicht im Verband eines geschlossenen Epithels sondern als selbständige Zell-Individuen, wird im Hinblick auf ihre Leistungsaufgabe verständlich.

Der Erwerb einer so spezialistisch wirksamen Einrichtung, wie ihn das Beispiel des Kaumagens *von Zoobotryon* zeigt, ist im Kreise der Bryozoen, die auf dem Wege der Strudelung Mikronahrung aus dem Wasser gewinnen, gewiß ein sehr bemerkenswerter Fall. Allerdings ist zu beachten, daß die Lebensformen des Planktons Nahrung in sehr verschiedenen Größenordnungen beistellen. *Bei allen Strudlern* findet auch tatsächlich eine Auswahl der Nahrungsobjekte nach dem Volumen auf Grund des Wirkgrades der Bewimperung der Tentakel-Krone statt. Was *Zoobotryon* anlangt, so gehört diese Form in bezug auf die Größe ihrer Kolonien, gemessen zu dem in Anspruch genommenen Wasserraum, *zu den Riesen unter den marinen Bryozoen.* Nach dem raschen Wachstum und der

Schnelligkeit des Ersatzes verlorengegangener Teile zu schließen, muß der Umsatz an Stoff ein sehr großer und rascher sein. Es ist einzusehen, daß die Ausnützung günstiger Nahrungsverhältnisse durch Verarbeitung auch größerer Planktonten als sonst den Bryozoen zugänglichen, mit Hilfe des Muskelmagens für die Erhaltung und Ausbreitung *der Art* sehr vorteilhaft ist. Dazu kommt noch, daß *die in Rede stehende Ctenostome* eine Form der warmen Jahreszeit ist.

Der Magen hat *bei allen Bryozoen* die Form eines tiefen Beutels und gewinnt dadurch die Form eines Blindsackes, daß er die Kuppe der Darmschleife einnimmt. Als Cardia wird die Grenzzone gegen den Ösophagus oder gegen den Kaumagen bezeichnet. Dieser steht mit dem Lumen des Magens in weiter Verbindung und äußerlich zieht nur eine leichte Einschnürung eine Grenze zwischen den beiden Darmabschnitten. Die zweite Pforte des Magens, der Pylorus, stellt die Verbindung mit dem Intestinum her.

Die Schleimhaut des Magens hat den Charakter eines Drüsen-Epithels. Unterschiede in der Beschaffenheit der Zellen sind auf Verschiedenheiten des Leistungszustandes zurückzuführen. Der Magen besitzt auch eine gut entwickelte Muscularis, deren energische peristaltische Bewegungen eine sehr augenfällige Erscheinung beim lebenden Tier sind (Figur 355, 497, 498).

Der Magen erscheint im Leben je nach dem Alter des Zoids in einem helleren oder dunkleren Farbton, vergleichbar der Farbe von Gummigutti. Bewirkt wird dieses Kolorit durch rotbraune Granula des Magen-Epithels. In anderen Fällen ist er blaugrün gefärbt. Die Färbung des Magens kann bei durchsichtigem oder durchscheinendem Außenskelett das Kolorit des ganzen Zoariums beeinflussen.

Nach L. Calvet (1900 S. 42ff.) sind im Epithel des Magens 2 Sorten von Zellen zu unterscheiden. Die eine Art bildet bruchsackartige Ausbuchtungen gegen das Magenlumen und läßt durch Färbung mit Hämatoxylin-Eosin eine basische Reaktion erkennen. Die andere Zell-Sorte ist viel niedriger und zeigt starke Affinität zu Hämatoxylin. Eine sehr eingehende Untersuchung über die Leistungen des Darmes *von Zoobotryon* hat E. Ries (1936) angestellt. Die bezüglichen Ergebnisse werden im Abschnitt »Physiologie« mitgeteilt werden.

Das Intestinum oder der Chylusdarm wird vom Magen durch eine leichte Einschnürung abgegrenzt. Hier bildet die Schleimhaut desselben an der oralen Seite der Passage in das Intestinum eine Falte oder Steg aus hohen, zylindrischen Zellen. Das Epithel dieses Darm-Abschnittes ist durch den Besitz von dicken Wimperhaaren, die in einen kutikularen Saum eingepflanzt sind, charakterisiert. Dadurch ist dieser Darm-Abschnitt funktionell eine Wimperkammer.

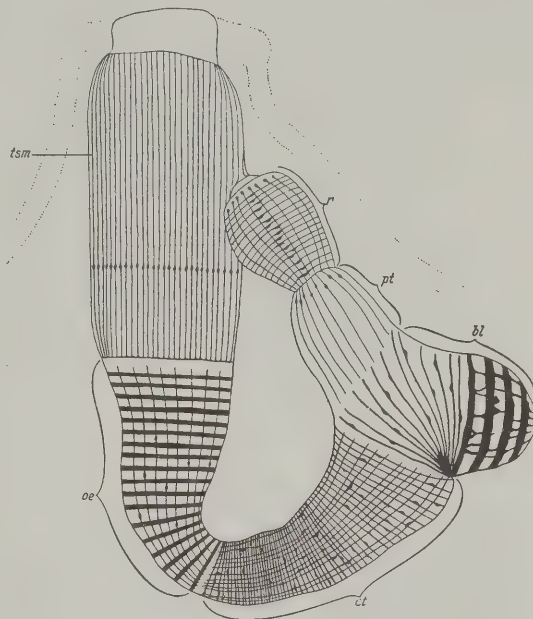
Das sich anschließende Rectum ist histologisch vom Intestinum scharf abgegrenzt, indem das auskleidende Epithel aus kubischen Zellen von drüsiger Beschaffenheit besteht. Gegen das distale Ende dieses Abschnittes werden die Epithel-Zellen immer niedriger und schließlich haben sie die Form von Platten-Zellen.

Der After mündet etwas oberhalb der Basis der Tentakel-Krone und im Niveau des Zerebralganglions nach außen. Er gehört aber dem Gebiet des Metasomas an.

Muskulatur des Darmes. — Im Zusammenhang betrachtet läßt sich über die Muscularis des Darmrohres folgendes berichten (Figur 355).

In der Arbeit zur Beförderung der Nahrung durch den Darm teilen sich die Bewimperung des Darm-Epithels und die Darm-Muskulatur. Der größere Teil der Arbeitsleistung fällt der letzteren zu. Die Wimperarbeit sorgt zunächst für die Herbeischaffung und Einbringung der Nahrungsobjekte in den Mund und Pharynx. Dann tritt nur noch an einer 2ten, begrenzten Stelle, nämlich in der Wimperkammer des Intestinums, die Wimperwirkung zur Auslese und Sammlung der nicht verdauten oder nicht verdaubaren Reste der Nahrung in Tätigkeit, um die Formung der Fäzes vorzubereiten.

Durch direkte Beobachtung *des lebenden Moostierchens* und durch Studium von Schnittpräparaten konnte über die Beschaffenheit der Darm-Muskulatur allerlei ermittelt werden. Aber erst H. Graupner (1930) ist durch Anwendung der Vitalfärbung eine wirklich gute und zusammenfassende Darstellung vom System der Muskeln des Darmes gelungen.



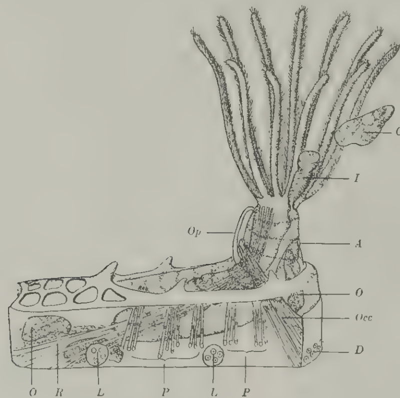
Figur 355. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius: *Übersichtsbild der Muskulatur des Darm-Rohres* nach Vitalfärbung mit Methylenblau. (*tsm*) Längsmuskulatur der Tentakel-Scheide; (*oe*) Ring- und Längsmuskulatur des Ösophagus; (*ct*) Ring- und Längsmuskulatur der Cardia; (*bl*) Ringmuskeln des Magen-Blindsackes; (*pt*) Längsmuskeln des Pylorus; (*r*) Ring- und Längsmuskel-Schicht des Rectums. (Nach H. Graupner 1930)

Unter Hinweis auf Graupners Originalzeichnungen ergibt sich folgendes Bild. *Bei Flustrella* ist zunächst der Ösophagus mit einer sehr kräftigen Ringmuskulatur in Form von faßreifenartig angeordneten, ziemlich breiten Muskelbändern und mit einer im Vergleich dazu sehr schwachen Längsmuskelschicht ausgestattet. Durch diese Anordnung wird die in den Mund aufgenommene Nahrung durch peristaltische Bewegungen des Ösophagus weiterbefördert. Auch der Cardia-Abschnitt besitzt eine Ring- und Längsmuskelschicht. Die Muskulatur des Magens ist ausschließlich Ringmuskulatur, die in seinem Blindsack-Abschnitt aus sehr breiten Muskelbändern besteht. Die obere Partie der Magenwand dagegen weist verhältnismäßig schwache Ringmuskelfasern auf, die von jener stegartig in das Magenlumen vorspringenden Schleimhautfalte an der Grenze der Cardia ausstrahlen und dabei fächerförmig miteinander divergieren. Dem mit Wimper-Epithel ausgekleideten Pylorus-Abschnitt kommt nur eine recht schwache Längsmuskulatur zu. Zum Austreiben der Fäzes ist das Rectum mit einer schwachen Ring- und Längsmuskelschicht ausgestattet.

Eine wertvolle Ergänzung zu Graupners Angaben sind die von Ad. Gerwerzhagen (1913) ebenfalls mit Hilfe der Vitalfärbung gewonnenen Befunde über die Darm-Muskeln von *Zoobotryon*. Bei dieser spezialisierten Ctenostomen-Form

zeigt die Muskulatur ihre stärkste Ausbildung im Kaumagen, während die Muskelbänder des Magenblindsackes eine geringe Stärke zeigen.

Es ergibt sich also, daß das Darmrohr *der Stelmatopoda* in seiner ganzen Ausdehnung mit einer Muscularis ausgestattet ist, daß aber die einzelnen Darm-Abschnitte eine verschieden starke Ausbildung der Muskeln besitzen. Wie in dem Kapitel über die Leistung des Bryozoen-Körpers gezeigt werden wird, ist der Darm im besonderen Falle durch sein spezialisiertes Muskel-System befähigt, die Nahrung einer mechanischen Behandlung zur Unterstützung der chemischen Vorgänge der Verdauung zu unterwerfen.



Figur 356. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Electra pilosa* C. von Linné: *Seitenansicht eines fertilen Zoids bei der Ei-Ablage.* (*A*) Anus; (*D*) distale Rosetten-Platte; (*I*) Intertentakular-Organ; (*L*) laterale Rosetten-Platte; (*O*) Ei; (*Occ*) Schließ-Muskel des Deckels; (*P*) Parietalmuskeln; (*R*) Retraktor des Darm-Komplexes. (Nach E. Marcus 1926)

Rückziehmuskeln der Darmschleife. — Mit dem Darm stehen auch noch besondere Muskelbänder in Verbindung, die die wichtige Aufgabe des Zurückziehens der Tentakel-Krone und des Halses in die Leibeshöhle zu besorgen haben. Sie werden als Retraktoren bezeichnet und sind in 1 Paar ausgebildet. Diese Muskeln sind aber ihrem Wesen und ihrer Herkunft nach nicht splanchnischer Art, sondern sind dem System der parietalen oder somatischen Muskulatur entlehnt. Es ist ein rechter und linker Retraktor zu unterscheiden und jeder dieser inseriert mit seinem distalen Ende seitlich am Pharynx. Das Gegenende ist an der Leibeswand angeheftet. Die Länge des Retraktoren steht in Abhängigkeit von der Form des Zoids *in den einzelnen Unterordnungen der Stelmatopoda.* So ist dieses Muskel-Paar *bei den Cyclostomata* verhältnismäßig kurz, länger dagegen *bei den Unterordnungen der Cheilostomata und Ctenostomata.* In den Mechanismus, welcher das Ausstrecken und Einziehen der Tentakel-Krone bewirkt, sind die Retraktoren die Gegenspieler für die anderen beteiligten Muskel-Gruppen. Doch wird die Einrichtung als ein Ganzes später besprochen werden (Figur 356).

Die Angaben in der Literatur bis zur Gegenwart über den histologischen Charakter der Bewegungsmuskeln der Bryozoen sind in dem Sinne widersprechend, daß zum Beispiel die Retraktormuskeln von dem einen Beobachter als quergestreift, von dem anderen als glatt bezeichnet wurden. Diesen Widerstreit suchte E. Marcus (1926 Seite 314 und folgende) durch die Prüfung zahlreicher Vertreter *der Stelmatopoda und Lophopoda* durch Untersuchung im polarisierten Lichte aufzuklären. Die Methode ergab, daß der Regel nach die gesamte Bewegungsmuskulatur nach dem glatten Typus beschaffen sei. Eine Ausnahme mache nur die Muskeln der Avikularien und Vibrakularien von einigen Arten. Zu vergleichen sind auch die Angaben von F. Borg (1926 Seite 229 und folgende).

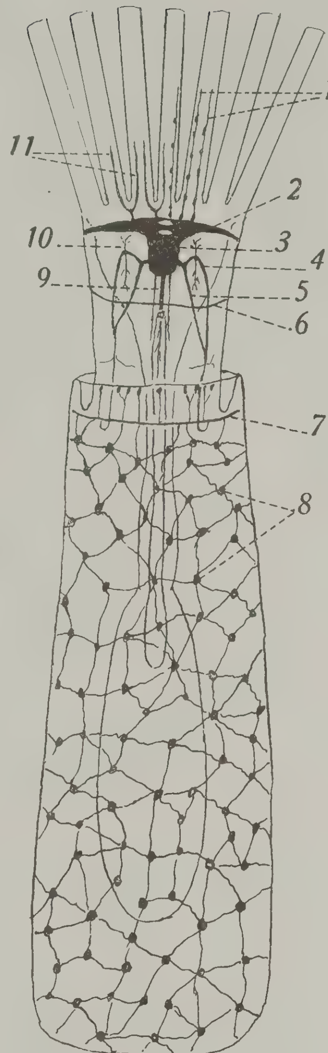
Auf Grund der in der Literatur nicht zahlreichen Angaben über den Bau des Darmes *der Stelmatopoda* läßt sich zusammenfassend sagen, daß *nur bei den Ctenostomata* ein Zustand weitergehender Differenzierung durch Ausbildung eines

Muskelmagens erreicht worden ist. Andere Abänderungen vom Durchschnittsschema betreffen hauptsächlich das Längenverhältnis der einzelnen Darm-Unterabteilungen.

Die Splanchnopleura oder das Darm-Peritoneum tritt im Leben wie an Schnittpräparaten sehr wenig in Erscheinung und macht sich nur als eine dünne, protoplasmatische Schicht bemerkbar, in welche spärliche Zell-Kerne eingestreut sind. Eine Abgrenzung der einzelnen Zell-Elemente nach Art eines Epithels (Zölothels) ist nicht nachgewiesen worden. Die strangartigen Verbindungen zwischen dem Blindsack-Teil des Magens und der Leibeswand sind Bildungen des Peritoneums, die als Reste von Mesenterien aufgefaßt und Funiculus benannt werden.

Nerven-System. — Das Nerven-System *der Stelmatopoda* setzt sich zusammen aus dem Zerebralganglion, aus peripheren Nerven, aus einem diffusen Ganglienzell-Netzwerk und aus dem Darmnerven- oder sympathischen System.

In der schwierigen Aufgabe, das Nerven-System *der ganzen Gruppe der Bryozoa* zu erforschen, haben sich eine ganze Reihe bewährter Beobachter und Kenner dieser Tiere versucht. Die Bestrebungen dieser Art gehen bis auf H. Nitsche (1868, 1871) zurück. Aus jüngerer Zeit sind W. Freese (1888), K. Kraepelin (1887, 1892), K. Schultz (1901), L. Calvet (1900), A. Gerwerzhagen (1913), E. Marcus (1926) und F. Borg (1926) zu nennen. Eine wesentliche Erweiterung unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete ist aber erst den Arbeiten von H. Graupner (1930) zu verdanken. Im folgenden wird über die Ergebnisse seiner an *Flustrella hispida* O. Fabricius — eine ctenostome Form — angestellten Untersuchungen mittels Vitalfärbung berichtet werden. In Figur 357 sind die Ergebnisse dieser Untersuchung in einem Schema zusammengefaßt.

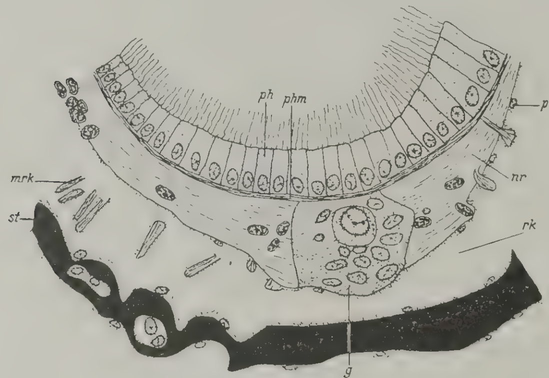


Figur 357. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA. — *Schema des Nerven-Systems der Stelmatopoda.* (*1*) motorische Tentakel-Nerven; (*2*) Nerven-Ring; (*3*) Zerebralganglion; (*4*) motorischer Nerv der Tentakel-Scheide; (*5*) sensorischer Nerv derselben; (*6*) Ring-Nerv der Tentakel-Scheide; (*7*) Ring-Nerv der Duplikatur; (*8*) Nerven-Netz der Körper-Wand, das mit dem Ring-Nerv (*7*) und mit dem Nerven-Netz des Nachbar-Zoids in Verbindung steht; (*9*) Darm-Nerven; (*10*) Retraktor-Nerv; (*11*) sensorische Nerven der Tentakel. (Nach E. Marcus 1926, H. Graupner 1930 und St. Hiller 1939)

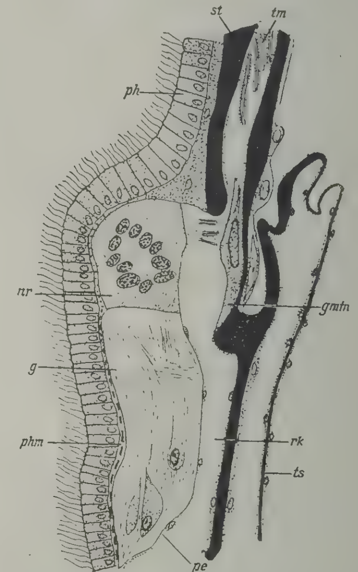
Das Zerebralganglion liegt *bei allen Bryozoen* dem Pharynx an seiner analen Seite dicht an, gehört aber der morphologischen Region des Lophophor-Kanales, also dem Mesosoma, nur scheinbar an. In Wirklichkeit ist die Sachlage so, daß die Embryonalentwickelung über die Entstehungsweise leider keinen klaren Aufschluß gibt. Dafür lehrt aber die Knospenbildung, daß das nervöse Zentralorgan aus einer grubenartigen Einsenkung des

Körper-Epithels an der Grenze zwischen den beiden primären, divertikelförmigen Darm-Anlagen entsteht. Diese zunächst offene Anlage schließt sich zu einem Bläschen und sinkt unter das Niveau des Mutter-Epithels. Infolgedessen kommt dann das Gehirnbläschen zwischen diesen und der Somatopleura zu liegen mit dem Endergebnis, einen Überzug und Hülle vom Peritoneum zu besitzen. Das wesentliche ist aber, daß die Lagerung des Zerebralganglions im Lophophor-Kanal eine sekundäre ist.

Wenn es berechtigt ist, die Vorgänge bei der Entstehung einer Zoidknospe als eine Wiederholung embryonalen Geschehens zu betrachten, dann muß man *im Falle des Tier-Typus der Bryozoen* froh sein, daß auf diesem Wege Tatsachen aus deren Stammesgeschichte gerettet erscheinen.



Figur 358.



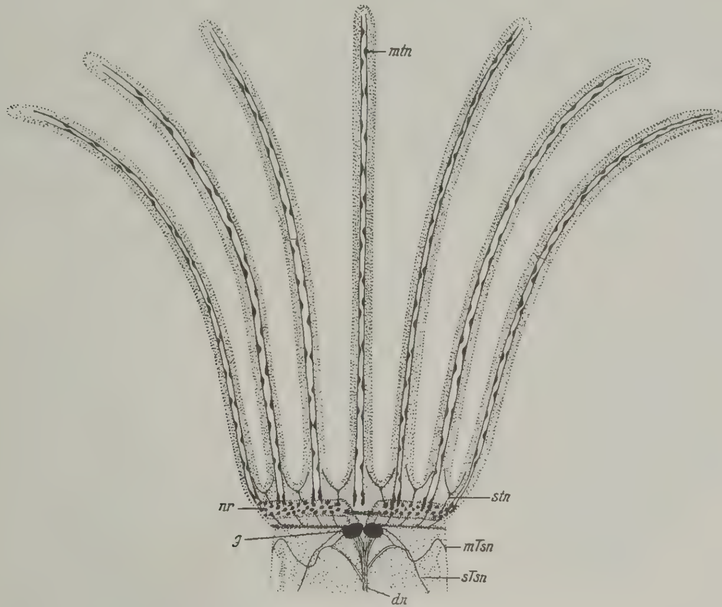
Figur 359.

Figur 358. Vermes oligomera: Bryozoa.(Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius: *Querschnitt durch das Zerebralganglion.* (*ph*) Epithel des Pharynx; (*phm*) Muscularis desselben; (*pe*) Splanchnopleura; (*nr*) Nerven-Ring; (*rk*) Ring-Kanal; (*g*) Zerebralganglion; (*st*) Stütz-Membran; (*mrk*) Muskeln, welche durch den Ring-Kanal ziehen. Vergrößerung 600-fach. (Nach H. Graupner 1930)

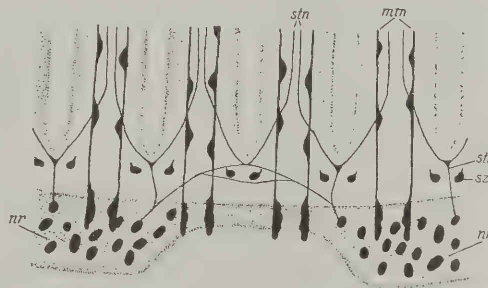
Figur 359. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius: *Längsschnitt durch das Zerebralganglion.* (*st*) Stütz-Membran; (*tm*) Tentakel-Muskeln; (*gmtn*) Ganglien-Zelle eines motorischen Tentakel-Nerven; (*rk*) Ring-Kanal; (*ts*) Tentakel-Scheide; (*pe*) Splanchnopleura; (*phm*) Pharynx-Muskulatur; (*g*) Zerebralganglion; (*nr*) Nerven-Ring; (*ph*) Epithel des Pharynx. Vergrößerung 600-fach. (Nach H. Graupner 1930)

Die Topographie des in Rede stehenden Organs ist näher bestimmt durch seine Lage zwischen der Splanchnopleura und der Muscularis des Pharynx. Die Gestalt als eine rundliche Masse ist zum Teil wohl dadurch bedingt, daß es in die Hohlkehle eingepaßt ist, welche der Mundring und Pharynx bilden. In proximaler Richtung verjüngt sich das Ovoid der Ganglienmasse. Seinem Aufbau nach besteht es aus einer Gruppe von etwa 25, meist bipolaren Ganglien-Zellen und aus einer diese umhüllenden Nervenfasermasse, deren Fasern hauptsächlich in der Längsrichtung des Körpers verlaufen. Aus der vorderen Partie strahlen Faserzüge aus, die einen Nervenring bilden. Letzterer ist die stärkste Anhäufung von Nervenfasermasse in der Gestalt einer den Pharynx umgreifenden Spange. Diese Spange hat ihre größte Breite im Gebiete des Zerebralganglions, während sich die seitlichen Arme in der Richtung nach der Oralseite mehr und mehr verschmächtigen. In die Fasermasse des Nervenringes sind ebenfalls Ganglien-Zellen eingelagert (Figur 358, 359).

An Nerven, die mit dem Nervenring in Zusammenhang stehen, sind zu nennen sensorische Nerven, die sich zu 2 Nervenästen 2er benachbarter Tentakel vereinen und in einer Ganglien-Zelle enden. Die Verbindung der genannten Nerven mit Sinnes-Zellen konnte ebenfalls festgestellt werden. Jeder Tentakel besitzt auch 1 Paar motorischer Nerven, die ihren Ursprung aus je 1 Ganglien-Zelle nehmen (Figur 360, 361).



Figur 360. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Membranipora membranacea* C. von Linné: *Innervierung der Tentakel-Krone nach Vitalfärbung mit Methylenblau.* (*dn*) Darm-Nerv; (*g*) Zerebralganglion; (*mtn*) motorischer Tentakel-Nerv; (*mTsn*) motorischer Tentakelscheiden-Nerv; (*nr*) Nerven-Ring; (*stn*) sensorischer Tentakel-Nerv; (*sTsn*) sensorischer Tentakelscheiden-Nerv. (Nach H. Graupner 1930)



Figur 361.

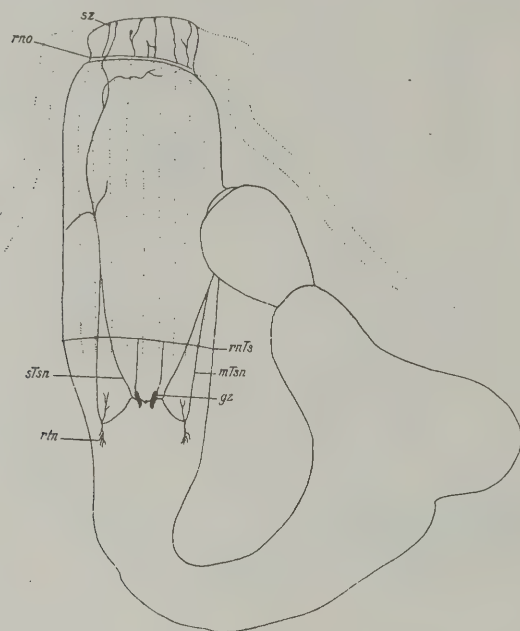
Figur 361. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius: *Nerven-Ring und Tentakel-Nerven.* Orale Seite. Nach Vitalfärbung mit Methylenblau. (*mtn*) motorische Tentakel-Nerven; (*nr*) Nerven-Ring; (*stn*) sensorische Tentakel-Nerven; (*sz*) Sinnes-Zellen. (Nach H. Graupner 1930)

An der hinteren proximalen Partie des Zerebralganglions nimmt aus je einer großen Ganglien-Zelle ein gemischter Nerv seinen Ursprung, welcher Nerv sich dann in einen sensiblen und einen motorischen Ast der Tentakel-Scheide gabelt. Im Hinblick auf den Mechanismus komplizierter Koordinationen beim Vorstrecken und Einziehen der Tentakel-Krone ist die Aufdeckung der Innervation der Tentakel-Scheide von besonderem Interesse. Aus dem gleichen Abschnitt des Gehirn-Ganglions konnte endlich auch der Ursprung von Darmnerven ermittelt werden (Figur 357, 362).

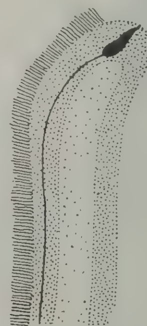
Besondere Sinnes-Organe sind *bei den Stelmatopoda* bisher nicht nachgewiesen worden. Die Reizperzeption wird vielmehr nur durch solitäre

Sinnes-Zellen, die im Epithel der Tentakel-Krone, besonders an der Außenseite der Tantakel zerstreut sind, besorgt. Über die Beschaffenheit solcher Sinnes-Zellen liegen keine eingehenderen Angaben vor (Figur 363).

Es ist ein großes Verdienst H. Graupners, unsere Einsicht in den Bau des Nerven-Systems der Bryozoa in dem angedeuteten Umfange gefördert zu haben. Diese Aufschlüsse ermöglichen, nun Zusammenhänge des neuromotorischen Apparates zu erkennen. Immerhin ist aber in Detailfragen noch viel Arbeit zu leisten. Die Aufgaben sind in dem Maße keine leichten, als die Objekte in bezug auf die technische Faßbarkeit schwierig sind.



Figur 362.



Figur 363.

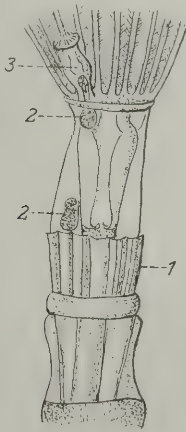
Figur 362. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius: *Innervierung der Tentakel-Scheide nach Vitalfärbung mit Methylenblau.* (*gz*) Ganglien-Zelle; (*mTsn*) motorischer Tentakelscheiden-Nerv; (*rno*) Ring-Nerv der Orifizialregion; (*rnTs*) Ring-Nerv der Tentakel-Scheide; (*rtn*) Retraktor-Nerv; (*sTn*) sensorischer Tentakelscheiden-Nerv; (*sz*) Sinnes-Zelle. (Nach H. Graupner 1930)

Figur 363. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius: *sensorischer Tentakel-Nerv und Sinnes-Zelle in der Tentakel-Spitze nach vitaler Methylenblau-Färbung.* Vergrößerung 600-fach. (Nach H. Graupner 1930)

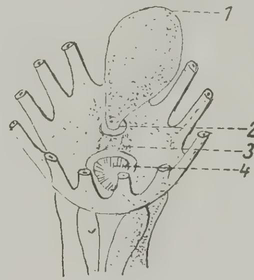
Exkretion. — Eigentliche Exkretions-Organe sind *bei den Stelmatopoda* bisher nicht nachgewiesen worden. Bei der Einfachheit des gesamten Schichtenbaues und vielleicht im Zusammenhang mit der relativen Kurzlebigkeit hilft sich hier der Organismus mit der Unschädlichmachung der Restkörper des Stoffwechsels auf andere Weise. Möglichkeiten zur Ausscheidung von Giftstoffen sind gegeben *bei einigen Formen* durch natürliche Kommunikationen zwischen dem Zölom und der Außenwelt oder durch Speicherung von Exkreten in Zellen von Epithelien und Abstoßung derartiger Speicher-Zellen oder endlich dadurch, daß alt gewordene Individuen zu Speicherorten werden.

Offene Verbindungen zwischen Zölom und Außenwelt stellen die Intertentakularorgane *einiger Formen* dar, so von *Hypophorella, Farella, Alcyonidium albidum* J. Alder, *Alcyonidium duplex* H. Prouho, *Alcyonidium cellarioides, Membranipora* (*Electra*) *pilosa* C. von Linné, *Membranipora* (*Electra, Conopeum*)

reticulum C. von Linné und *Membranipora zostericola* A. von Nordmann. Die Natur dieser Organe ergibt sich aus der Art ihrer Entstehung durch Verschmelzung zweier Tentakel. Sie sind auch nur bei geschlechtsreifen Individuen zu finden. Von Bedeutung für die Beurteilung dieses Organs, das schon A. Farre (1837) und Th. Hincks (1880) beobachteten, sind folgende Momente. Dieses Organ ist in den Kranz der Tentakel eingeschaltet, besitzt eine flaschenförmige Gestalt und seine äußere Öffnung ist durch einen verdickten Rand umsäumt. Das Lumen wird von Flimmer-Epithel gebildet. Die Länge beträgt nur $^1/_3$ eines Tentakels. Beachtenswert ist auch die bestimmte und konstante Lage in der Mittellinie der Analseite des Lophophors. In der Frontalansicht der Tentakel-Krone liegt in ihrem Zentrum der Mund, dann folgt analseitig das Zerebralganglion und anschließend das Intertentakularorgan. Der Tentakel erscheint für die Um-



Figur 364. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Alcyonidium gelatinosum* C. von Linné: *Ei-Ablage durch das Intertentakular-Organ.* (*1*) Colare; (*2*) unten frei gewordenes Ei in der Leibes-Höhle und oben Ei in das Intertentakular-Organ (*3*) eintretend. Vergrößerung 110-fach. (Nach H. Prouho 1892)



Figur 365. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Hypophorella expansa* E. Ehlers: *das Ei wird in diesem Fall durch einen einfachen Coelomoporus ins Meer abgelegt.* (*1*) Ei, aus dem Coelomoporus (*2*) heraustretend; (*3*) Lage des Zerebralganglions; (*4*) Mund. Vergrößerung 215-fach. (Nach H. Prouho 1892)

bildung in ein solches Organ dadurch prädistiniert, weil er eine Röhre mit einer proximal gelegenen Verbindung mit dem Zölom und einer 2ten nach außen an der Spitze durch den Tentakel-Porus darstellt (Figur 356, 364).

Bei *Bugula avicularia* C. von Linné, *Farella repens* A. Farre *und Hypophorella expansa* E. Ehlers gelangen die Eier durch einen einfachen Porus, der innerhalb des Tentakel-Kranzes [nach A. Gerwerzhagen (1913 Seite 5) »zwischen 2 dorsalen Tentakel«] und sonst in derselben topographischen Lage wie das Intertentakularorgan ausmündet, ins Freie. Da der genannte Porus eine direkte Verbindung des Zöloms mit der Außenwelt vermittelt, wird er als Zölomoporus bezeichnet. Es ist anzunehmen, daß diese Einrichtung durch eine Verkleinerung des Intertentakularorgans entstanden ist (Figur 365, 382).

Wenn *bei den genannten Stelmatopoda-Formen* mit einem Intertentakularorgan oder Zölomoporus gelegentlich Spermien an den Tentakeln klebend beobachtet worden sind, wurde dies Vorkommnis damit erklärt, daß bei der Ei-Ablage auch männliche Geschlechts-Produkte nach außen gelangt waren. Diese

Feststellung hat Interesse hinsichtlich der Frage gefunden, ob eine Fremdbefruchtung der schon abgelegten Eier oder der noch in der Leibeshöhlen-Flüssigkeit flottierenden möglich erscheint. Im letzteren Falle müßten Spermien durch das Intertentakularorgan und den Zölomoporus in das Zölom eindringen.

Der Umstand, daß das Intertentakularorgan und der Zölomoporus *bei Vertretern verschiedener Unterordnungen der Stelmatopoda* nachgewiesen wurde, ist auffallend und beachtenswert. Es ist kaum anzunehmen, daß es sich bei dieser Einrichtung zur Ei-Ablage jedesmal um einen Neuerwerb handelt. Näherliegend wäre die Anschauung, daß diese Gonodukte einmal Gemeingut waren, aber mit dem Erwerb der Brutpflege verloren gegangen sind.

In bezug auf das Intertentakularorgan und den Zölomoporus erhebt sich schließlich noch die Frage, warum diese Einrichtungen im Bereiche der Tentakel-Krone beziehungsweise des Mesosomas liegen. Vom Standpunkt der *Coelomaten-Organisation* müßten Gonodukte doch eigentlich dem Metasoma angehören. Dieses ist jedoch durch einen Außenpanzer von der Umwelt abgeschlossen, der nirgends *bei den Bryozoen* eine direkte Verbindung des Zöloms nach außen besitzt. Die Hals-Region erweist sich ebenfalls als ungeeignet, da sie durch die Bewegungen der Invagination und Evagination der Tentakel-Krone ständiger Lageveränderungen der Leibeswand (Kamptoderm) unterworfen ist. So bleibt nur noch die Region der Tentakel-Krone selbst als ein mögliches Gebiet für eine Zölomverbindung nach außen übrig. Als prominenteste Stelle des Körpers ist auch dieser Punkt besonders geeignet für die Ablage der Eier. Die Gründe für die besagten anatomischen Verhältnisse liegen aber noch viel tiefer. Die eigentliche Ursache war die Annahme der festsitzenden Lebensweise, im Zusammenhang damit die Ausbildung eines einziehbaren Halsteiles und im Erwerb eines Außenpanzers für den Rumpf. Das sind 3 Glieder einer konsekutiven Ursachen-Reihe, die ineinandergreifen und noch in anderen Richtungen die Organisation der Moostiere beeinflußten.

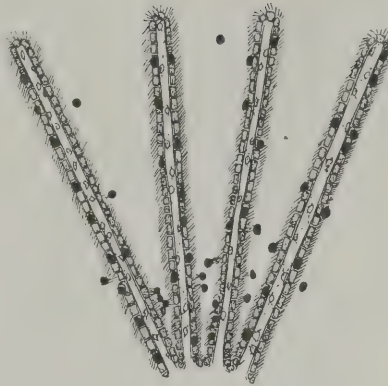
Wie E. Marcus (1926) durch Versuche nachwies, können die Epithel-Zellen des Intertentakular-Organs Vitalfarbstoffe speichern und ausscheiden. Damit betätigen sie aber nur eine allgemein bestehende Fähigkeit der Epithelien der Bryozoen. Jedoch gäbe diese experimentelle Feststellung keine Berechtigung, genannte Bildungen als Exkretions-Organe zu deklarieren, wie das geschah, denn sie sind adaptive Gonodukte (Figur 364).

Eine andere Möglichkeit der Verbindung des Zöloms mit der Außenwelt haben wir selbst *bei Zoobotryon* studiert. Sie besteht darin, daß jeder Tentakel dieser Form an seiner Spitze von einem engen Kanal durchbohrt ist, wodurch also eine direkte Verbindung des Tentakel-Zöloms mit der Umwelt besteht. Vor die innere Öffnung des besagten Kanals war in vielen Fällen ein Pfropf einer schleimigen Masse oder eine Anhäufung von Amöbozyten gelagert. Teile dieses Pfropfes ragten manchesmal aus der äußeren Öffnung heraus. Es sollte deshalb geprüft werden, ob durch den besagten Tentakel-Porus tatsächlich Leibeshöhlen-Flüssigkeit entleert wird.

L. Calvet (1900 Seite 457 Tafel I Figur 6) stellte in einem Längsschnitt an der Spitze eines Tentakels von *Bugula sabatieri* L. Calvet eine Öffnung dar, die er aber als ein Kunstprodukt bezeichnete. Ob das von uns beobachtete regelmäßige Bestehen einer Öffnung an der Spitze der Tentakel von *Zoobotryon* eine

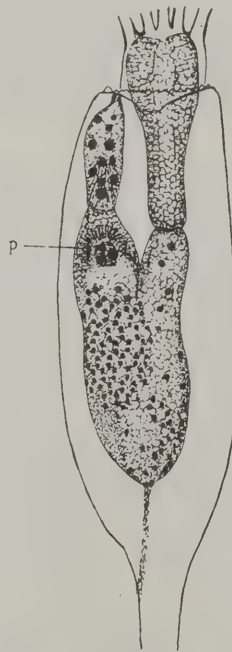
allgemeine Erscheinung bei den Stelmatopoda ist, wäre noch zu überprüfen. Wenn dieser Befund universell verbreitet ist, bestünde immerhin die Möglichkeit, daß auf diesem Wege Exkrete aus der Leibeshöhle entfernt werden könnten.

Die Zellspeicherung von Exkreten scheint *bei Bryozoen* eine allenthalben verbreitete Erscheinung zu sein. Erstmalig hat sie S. F. Harmer (1898) experimentell nachgewiesen. Nachher haben über denselben Gegenstand L. Calvet (1900), A. W. Waters (1904), S. Silbermann (1906) Beobachtungen angestellt. Am eingehendsten hat sich mit dieser Frage E. Marcus (1926) beschäftigt. Verweilten Stelmatopoden-Kolonien eine entsprechende Zeit in Methylenblau-Lösung, dann wurde der Farbstoff in einzelnen Zellen des Tentakel-Epithels unter Bildung von Zellvakuolen gespeichert, so daß dann die Tentakel blaupunktiert erschienen. In der Folge entleerten diese Zellen ihren Inhalt wieder. Übrigens konnte das Ausstoßen von Zellinhalt auch *bei älteren Individuen* ohne Zuhilfenahme von Vitalfarbstoffen, also unter nicht künstlich herbeigeführten Verhältnissen, festgestellt werden (Figur 366, 367).



Figur 366. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Farella repens* O. Farre: *das Epithel der Tentakel als Exkretions-Orte nachgewiesen durch Vitalfärbung mit Methylenblau.* Die schwarzen Kugeln stellen das in den Zellen des Tentakels gespeicherte Methylenblau dar, welches als tiefblaue Farbkugeln ausgestoßen wird. Vergrößerung 110-fach. (Nach E. Marcus 1926)

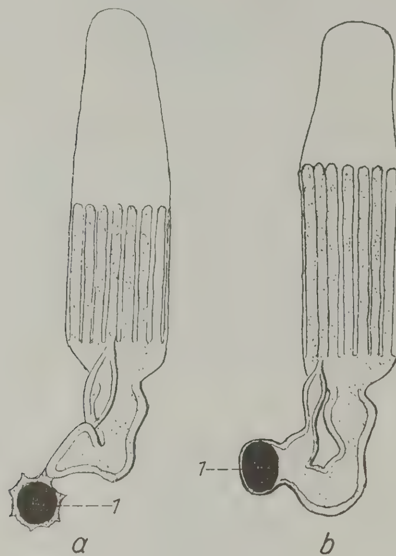
Braune Körper. — Bereits älteren Untersuchern von Bryozoen (J. Ellis 1756) war bekannt, daß in den distalen jüngeren Partien eines Bryozoen-Stockes reges Leben, bekundet durch Ausstrecken und Einziehen der Tentakel-Kronen, herrscht, dagegen in den alten und ältesten Teilen die »Bryozoen-Zellen« ausgestorben angetroffen werden. An Stelle des Darmes treten dann in diesen nur dunkelbraun gefärbte Massen hervor. Es handelte sich dabei um die »braunen Körper« (brown bodies). Sie wurden in verschiedener Weise ausgedeutet und auch als Eier und Eier-Stöcke angesprochen. In Wirklichkeit sind besagte Körper nichts anderes als Reste des Darmes degenerierter und abgestorbener Zoide (Figur 368).



Figur 367. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Farella repens* O. Farre: *das Epithel des Magens als Exkretions-Orte nachgewiesen durch Vitalfärbung mit Methylenblau.* Das Methylenblau wird auch hier als tiefblaue Farbkugeln ausgestoßen; (*p*) im Pylorus rotieren dieselben. Vergrößerung 90-fach. (Nach E. Marcus 1926)

Die braunen Körper haben insofern zur vorliegenden Frage der Exkretion Beziehung, als ihre Bildung auf dem Vorgang der Zellspeicherung von Exkreten im Epithel des Magens beruhen. Die Zellen dieses Epithels vermögen nämlich nur einen Teil der in ihnen entstehenden

oder gespeicherten Reststoffe in das Darmlumen auszuscheiden, so daß ein Teil in ihnen zurückbleibt. Auf diese Weise kommt es zu einer Akkumulierung der giftigen Verbindungen und es wird verständlich, daß der Magen junger Tiere zunächst farblos erscheint, sich aber mit der Zeit und dem Alter immer stärker braun färbt. Der Endeffekt dieses Vorganges ist eine Vergiftung der Gewebe mit Stickstoffverbindungen, die zur Degeneration des Darmes führt. Was dann noch von diesem in der Leibeshöhle übrigbleibt, ist ein rundlicher, dunkelbrauner Körper, eben der »braune Körper«, der von einer mesenchymatösen Hülle und ebensolchen Strängen umgeben ist. Es können auch 2 bis 3 braune Körper in einem Zoid gefunden werden, die aus der Sukzession von Individuen durch Knospung entstanden sind.



Figur 368. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Flustra carbasea* J. E. Gray: *veranschaulicht die Aufnahme des braunen Körpers (1) in den Magen des von einer Regenerations-Knospe neu gebildeten Darm-Komplexes.* (Nach Ad. Gerwerzhagen 1913)

Der braune Körper kann entweder als ein toter Fremdkörper in der Leibeshöhle des degenerierten Zoids verbleiben, oder er wird, wie dies A. Gerwerzhagen (1913) zeigte, von einem durch Knospung neu erzeugten Darmrohr durch Umwachsung in dessen Magen aufgenommen und schließlich durch den After entleert (Figur 368).

Zur Entgiftung einer Bryozoen-Kolonie werden also dem Allgemeinwohl einzelne Individuen geopfert. Bei den miteinhergehenden Abbauvorgängen ist eine rege Phagozytose tätig, so daß das abgebaute Material aktiven Stellen zugeführt werden kann und nicht verloren gehen muß.

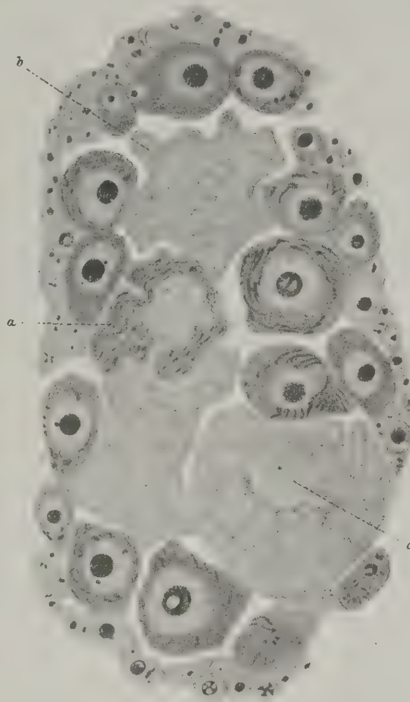
Zum Vorgang der Speicherung von Exkreten gehört ferner ihre Deponierung in Amöbozyten. Wie die Beobachtung am lebenden Objekte lehrt, läßt die Zahl derselben in der Leibeshöhlen-Flüssigkeit ihre Aktivität und ihre verschiedene Gestalt darauf schließen, daß sie im Haushalt des Bryozoen-Körpers eine wichtige Rolle spielen. Durch Anwendung der Vitalfärbung, vor allem auch mit Indigokarmin, läßt sich ihre Beobachtung im Leben sehr erleichtern. Wir konnten auf diesem Wege verschiedene Phasen der Zellspeicherung verfolgen und zu Reihen zusammenstellen. Schließlich kommt es zum Zerfall der mit Exkreten beladenen Wander-Zellen. Die vielen feinen Körnchen, die in der Leibeshöhlen-Flüssigkeit immer anzutreffen sind, mögen von solchen destruktiven Prozessen herrühren.

Die Erscheinung, daß sich Knospungs-Zonen *bei Stelmatopoda* besonders intensiv mit Vitalfarbstoffen ausfärben lassen, wurde in dem Sinne gedeutet, daß jugendliche Zell-Elemente eines Proliferationsgebietes für Exkretspeicherung besonders befähigt seien. Diese Erscheinung könnte allerdings auch in dem Sinne aufgefaßt werden, daß die Farbreaktion der Ausdruck lebhafter Oxydationsvorgänge ist.

Den Stelmatopoda fehlen also spezifische Ausscheidungs-Organe nach dem herkömmlichen Schema von Nieren. Zum Ersatz dafür besitzen die Zellen der

Epithelien selbst die Fähigkeit, an den Orten des Stoffumsatzes Exkrete auszuscheiden. Arbeitsstoffwechsel muß sich ja überall in den Wimper-Epithelien der Tentakel-Krone abspielen und es erscheint als ein recht einfacher Modus, daß dann gleich an diesen Stellen auch die Exkretion stattfindet. Bei dem großen und raschen Umsatz von Nahrung muß ferner der Magen eine ansehnliche Arbeit leisten. Und tatsächlich wird auch hier ausgeschieden und darüber hinaus werden Reststoffe im Magen-Epithel gespeichert. Endlich wird eine nicht geringe Menge von Arbeit durch die Muskeltätigkeit des Bewegungsmechanismus zum Ausstrecken und Zurückziehen der Tentakel-Krone vollbracht. In diesem Falle sind es vermutlich die Amöbozyten, welche die in die Leibeshöhlen-Flüssigkeit ausgeschiedenen Exkret-Stoffe in sich speichern.

Geschlechtsdrüsen. Die Gonaden entstehen als Proliferationen des Peritoneums. Der Hoden kommt meist am Funiculus oder am proximalen Abschnitt desselben, in manchen Fällen auch an der Leibeswand zur Entwickelung. Der Eier-Stock entsteht meist an dieser.



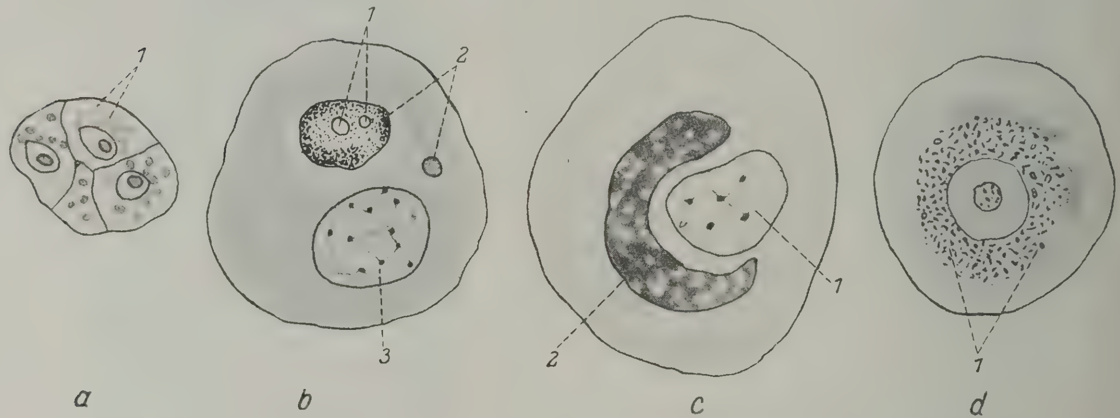
Figur 369. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Membranipora pilosa* C. von Linné: *Längsschnitt durch das Ovarium.* Am Rande junge Oozyten, in welchem Stadium die Konjugation der Chromosomen erfolgt; im Innern solche nach vollendetem Wachstum unter Anhäufung von Dotter im Zytoplasma. Der Kern tritt in diesem Stadium infolge geringen Chromatin-Gehaltes wenig hervor. Bemerkenswert ist die gelappte Form der Oozyten (*a*, *b*). Durch (*c*) ist ein folgendes Stadium kenntlich gemacht mit deutlich begrenztem Kern nach Abgabe von Flüssigkeit, was zur Bildung eines hellen Saumes (*b*) führt. Vergrößerung 420-fach. (Nach K. Bonnevie 1907)

Über die Herkunft der Geschlechts-Zellen fehlen Angaben. Die Bildung sowohl des Eier-Stockes als auch des Hodens leitet sich mit einer lokalen Vermehrung der Zellen des Peritoneums ein und die auf diesem Wege entstehenden Gonaden haben den Charakter von Flächen-Gonaden.

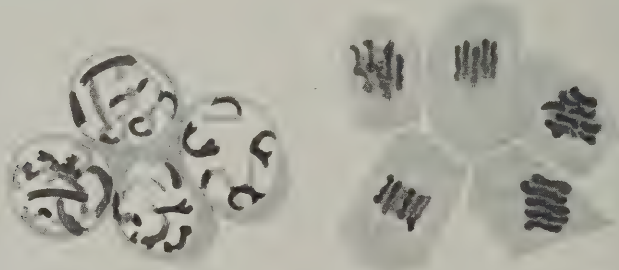
In der überwiegenden Mehrzahl sind die Stelmatopoda Zwitter; meist besteht Protandrie. *Einige Crisia-Arten* (*Cyclostomata*) sind als gesichert getrenntgeschlechtlich zu betrachten. Eine bemerkenswerte Abänderung ist insofern bei *Alcyonidium duplex* (H. Prouho 1892 Seite 580ff.) beobachtet worden, als im Zusammenhang mit einem Zoid zuerst ein Hoden entsteht und Spermien gebildet werden. In diesem Zoid degeneriert dann der Darm unter Erzeugung eines braunen Körpers und nun knospt ein neues Zoid, das ein Ovarium hervorbringt (Figur 350).

Eier-Stock. — In einem in Bildung begriffenen Eier-Stock umhüllen kleine Rand-Zellen größere und in der Folge noch größer werdende, zentral gelegene Zellen. Letztere werden zu den eigentlichen Ei-Zellen, die mit je einer Rand-Zelle als Nähr-Zelle verschmelzen. Die Ei-Reifung geht unter Vergrößerung des Volumens und mit Veränderungen in der Beschaffenheit des Ei-Kerns und des Ei-Plasmas

vor sich. Schließlich nimmt das Ei eine gelappte Form an und erhält eine dünne Hülle aus einer hyalinen Substanz. In diesem Stadium leitet sich noch im Ovar die erste Reifungsteilung ein, bei welcher K. Bonnevie (1907, Seite 584ff.) 11 Chromosome feststellte. Nach dem Loslösen der Eier aus dem Eier-Stock vergrößern sich diese noch erheblich und haben dann eine unregelmäßige Form.



Figur 370. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius: *Stadien der Bildung des Dotter-Kernes.* ***a*** Schnitt durch ein junges Ovarium, in dessen 4 Zellen die ersten Dotter-Kügelchen (*1*) auftreten; ihr Bildungsort ist der Kern; ***b*** die Dotter-Elemente (*2*) sind in einem Dotter-Kern (*1*) vereint; Vakuolen treten in diesem auf; (*3*) der deutlich gewordene Kern; ***c*** ein anschließendes Stadium mit noch vergrößertem halbmondförmigen Dotter-Kern (*2*); ***d*** Auflösung des Dotter-Kerns in Dotter-Körnchen (*1*), die nun um den Kern eine Zone bilden. Vergrößerung 400-fach. (Nach R. M. Pace 1906)



Figur 371. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Membranipora pilosa* C. von Linné: *Spermatogenese.* Links Prophase der 1ten Reife-Teilung der Spermatozyten; rechts Metaphase. Vergrößerung 3000-fach. (Nach K. Bonnevie 1907)

In diesem Zeitpunkt erfolgt die polysperme Befruchtung. Die 2te Reifeteilung erfüllt sich nach der Ablage der Eier, nach welcher sie auch erst Kugelform annehmen. Der Durchmesser reifer Eier beträgt je nach der Gattung 25 bis 100 μ (Figur 369, 370).

Männliche Keimdrüsen. — Wenn Hoden am Funiculus zur Ausbildung kommen, entstehen an diesem ansehnlich große Verdickungen. Die Entwickelung der Spermien geschieht nach K. Bonnevie (1907 Seite 582ff.) in folgender Weise. Die Spermatogonien werden im Beginn unregelmäßig angeordnet gefunden, aber in der Phase zwischen der 1ten und 2ten Reifeteilung gruppieren sich Spermatozyten gleicher Größe um eine zentral gelegene Zytoplasma-Achse, dem Zytophor (Figur 371). Dieser geht aus der proximalen kernlosen Partie der

Keim-Zellen hervor und dient den Spermatozyten als Nährsubstanz. Deshalb wird er mit der Zeit aufgebraucht. Alsbald erfolgt die Umbildung der Spermatozyten 2ter Ordnung in Spermatiden (Figur 372). Bemerkenswert ist in diesem Stadium die Bildung eines langen, spießförmigen **Perforatoriums**. Die reifen Spermien verlassen schließlich den Zytophor, verkleben aber miteinander und bilden auf diese Weise Spermienbündel, **Spermazeugma**, als welche sie in der Leibeshöhle flottierend gefunden werden. Die Gestalt der Spermien unterliegt selbstverständlich *gewissen Abänderungen nach Gattung und Art* (Figur 373, 374).



Figur 372.



Figur 373. Figur 374.

Figur 372. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Membranipora pilosa* C. von Linné: *Umbildung der Spermatiden in Spermien.* Zu beachten ist das Verhalten des Chromatins. ***a*** (*1*) Mitochondrien; (*2*) Zentrosoma; ***b***, ***c*** (*1*) Mitochondrien; ***d***, ***e*** (*1*) Bildung des Achsen-Fadens; ***f*** (*3*) Bildung des Perforatoriums und (*4*) des Kopfes; ***g*** noch unreife Spermien: (*1*) Achsen-Faden; (*3*) Perforatorium; (*4*) Kopf; (*5*) Mittelstück. Vergrößerung 3000-fach. (Nach K. Bonnevie 1907)

Figur 373. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cyclostomata). — ***a*** *Crisiella producta* F. A. Smitt; ***b*** *Berenicea patina* J. B. P. de Lamarck: *reife Spermien.* Vergrößerung 1860-fach. (Nach F. Borg 1926)

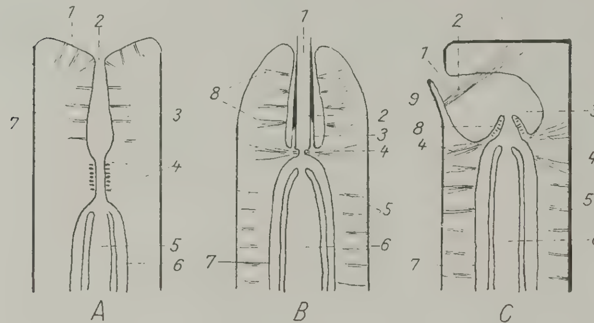
Figur 374. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Paludicella articulata* Chr. G. Ehrenberg: *reifes Spermium.* (Nach F. Braem 1897)

Es erübrigt sich nun noch, den für die Bryozoen eigentümlichen **Mechanismus zur Expansion und Invagination der Tentakel-Krone und zum Verschluß des Orificiums** zu behandeln. Das im Vorhergehenden über die Anatomie der Leibeswand und des Organ-Komplexes Gesagte sollte als Vorbereitung für das Verständnis der besagten Einrichtung vorangeschickt werden. Ausstrecken und Einziehen der Tentakel-Krone

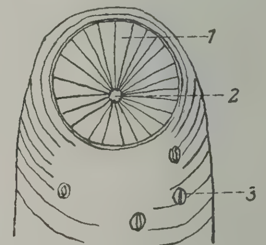
Mag auch ein Grundplan für den Bewegungsmechanismus des Mesosomas mit der Geltung *für alle Stelmatopoda und eigentlich für alle Bryozoen* aufstellbar sein, so ergeben sich doch gewisse Verschiedenheiten innerhalb der Unterordnungen. Das Wesentliche dabei ist, daß das Vorderende des Zoids durch Muskelaktion in den hinteren Abschnitt zurückgezogen und wieder ausgestreckt werden kann. Die

anatomischen Voraussetzungen für die Erfüllung dieser Aufgabe ist das Vorhandensein eines Hautmuskelschlauches, dessen muskulöser Anteil aus einer Ring- und Längsmuskelschicht besteht. Mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit kann ein solcher *bei den Ahnen-Formen der Bryozoen* angenommen werden. In Andeutungen, beziehungsweise in einer vereinfachten Form besteht tatsächlich eine so beschaffene Muskulatur bei den gegenwärtigen Vertretern dieser Tier-Gruppe.

Das Einziehen und Ausstrecken des Vorderendes ist eine Fähigkeit verschiedener zölomatischer Tiere, die einen Muskelschlauch besitzen. *Für die Bryozoen* ist es charakteristisch, daß der eingezogene Teil im Zölom geborgen wird.



Figur 375.



Figur 376.

Figur 375. Vermes oligomera: Bryozoa. — *Bau des Vorderendes und des Mündungs-Gebietes bei invaginiertem Darm-Komplex* von: ***A** bei den Cyclostomata* (*1*) Terminalmembran; (*2*) Terminalporus; (*3*) Vestibulum; (*4*) Diaphragma mit Sphinkter; (*5*) Atrium; (*6*) Tentakel-Scheide; (*7*) Parietovaginalmuskeln; — ***B** bei den Ctenostomata* (*1*) Mündung; (*2*) Vestibulum; (*3*) Colare; (*4*) Diaphragma mit Sphinkter und Dilatatoren; (*5*) Parietalmuskeln; (*6*) Atrium; (*7*) Tentakel-Scheide; (*8*) Parietovaginalmuskeln; — ***C** bei den Cheilostomata* (*1*) Mündung; (*2*) Schließ-Muskel des Deckels; (*3*) Vestibulum; (*4*) Dilatatoren des Diaphragmas; (*5*) Parietalmuskeln; (*6*) Atrium; (*7*) Tentakel-Scheide; (*8*) Diaphragma mit Sphinkter; (*9*) Deckel. (Original)

Figur 376. Vermes oligomera: Bryozoa (Cyclostomata). — *Crisia eburnea* C. von Linné: *das Vorderende eines Zoids im invaginierten Zustand.* (*1*) Terminalmembran; (*2*) Terminalporus; (*3*) Pseudoporus. Vergrößerung 250-fach. (Nach F. Borg 1926)

Bei genannter Gruppe ist dieses Prinzip im Zusammenhang mit der festsitzenden Lebensweise in besonderer Weise ausgebildet. Es ist verständlich, daß Tiere, die an der Unterlage verankert sind, sich Reizen der Umwelt nicht durch die Flucht entziehen können. Dafür ist der überwiegende Teil des Körpers durch eine Chitinhülle geschützt und das zarte und empfindliche Vorderende kann sich durch Invagination der Reizsphäre entziehen.

Die Voraussetzung für die Invagination des Vorderendes ist eine dünne elastische Leibeswand am halsartigen Vorderende, damit sie sich in Ringfalten legen kann. Dieser Abschnitt der Körperwand wird als Kamptoderm oder als Tentakel-Scheide bezeichnet, weil die Tentakel-Krone im eingezogenen Zustand von ihr umscheidet wird (Figur 281, 282, 344, 345, 350, 351).

Es ist bemerkenswert, daß der Mechanismus zum Bergen des Vorderendes *bei den Unterordnungen der Cyclostomata und den Cheilostomata* verschiedene, zum Teil erhebliche Abänderungen erfahren hat. Das betrifft auch die Notwendigkeit eines sicheren Verschlusses des Orificiums bei eingezogener Tentakel-Krone, damit das Eindringen von Fremdkörpern und Fremdorganismen in das Innere des Zoids verhindert wird. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß gerade die

Verschiedenheiten des Verschlußmechanismus als Einteilungsprinzip *der Stelmatopoda* benützt wurden (Figur 375, 376).

Ctenostomata. — Einfache Verhältnisse zeigen in diesem Belange die Ctenostomata. Bei ihnen liegt das Orificium am Vorderende des röhrenförmigen Zoids, was als ein urtümlicher Zustand betrachtet werden kann.

Es sei angenommen, daß ein Reiz das Einziehen der Tentakel-Krone und der Darmschleife durch Kontraktion der Retraktormuskeln veranlaßte. In diesem invaginierten Zustand ist die Leibeswand am Rande der Mündung in Form einer kurzen Röhre ins Innere eingesenkt und der von ihr begrenzte Raum wird als Vestibulum bezeichnet. Das Orificium wird jetzt durch einen Ringmuskel verengt. Zum Abschluß der unteren Öffnung des Vestibularraumes liegt eine Ringfalte, das Diaphragma vor, dessen Rand ein Kragen aus einer dünnen Chitinmembran, das Colare, aufsitzt (Figur 375 ***B***, 377). Dieser Chitinkragen erscheint in Längsfalten gelegt, deren Kanten borstenartige Bildungen vortäuschen. Indem das Colare in den Raum des Vestibulums hineinragt, bildet es einen Abschluß nach außen, aber auch gegen den anstoßenden Raum, gegen das Atrium, in welchem die Tentakel eingescheidet von der Tentakel-Scheide oder Kamptodderm geborgen liegen. Das Kamptoderm — die Körperwand des Halses — hat ebenfalls die Form einer Röhre, die aus einer dünnen und biegsamen Haut besteht. Sie setzt sich aus den Schichten der Leibeswand zusammen, nämlich aus einer Schicht platter Zellen der Epidermis mit einer zarten Kutikula und aus einer Lage ebenfalls sehr dünnen Schicht somatischen Mesoderms. An der Basis des Lophophors geht die Leibeswand desselben in die Wand der Tentakel-Scheide über.



Figur 377. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Hypophorella expansa* E. Ehlers. (J_1) Pharynx; (*Ts*) Tentakel-Scheide; (*D*) Colare. Vergrößerung 320-fach. (Nach E. Ehlers 1876)

Im eingezogenen Zustand der Tentakel-Krone ist also der Zugang zum Atrium durch das Orificium und überdies durch das Diaphragma in Verbindung mit dem Colare gegen äußere Schädlichkeiten gesichert. Wenn der Darm länger als der zur Verfügung stehende Raum in der Leibeshöhle ist, wird der Ösophagus während der Invagination in der Ausdehnung zwischen Pharynx und Magen zu einer Schleife gebogen (Figur 350, 351).

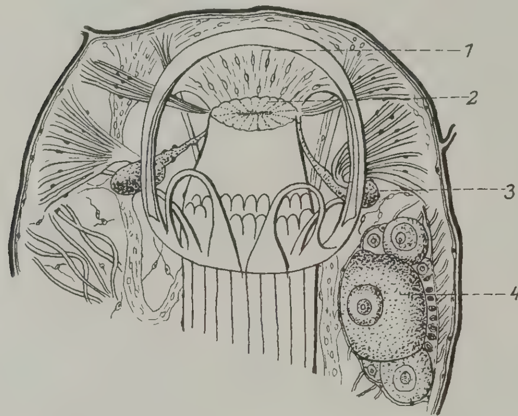
Soll der Tentakel-Apparat ausgestreckt und entfaltet werden, dann müssen der Sphinkter des Orificiums und des Diaphragmas erschlaffen und die Nerven-Impulse fließen jetzt der Parietalmuskulatur zu, welche das Vestibulum und Diaphragma erweitern und im proximalen Gebiet des Körpers die Leibeshöhlen-Flüssigkeit unter einen Überdruck setzen. Dieser findet seinen Angriff und den geringsten Widerstand in der Darmschleife, welche nun durch das Orificium nach außen geschoben wird.

Bei der Bewegung der Darmschleife und der Tentakel-Krone durch die Mündung wird die Tentakel-Scheide mitgenommen und umgekrempelt. Ihre bisher dem Atrium zugekehrte Fläche wird daher im entfalteten Zustand zur Außenfläche des Halses des Zoids. Am Mündungsgebiet bildet sie eine schmale

Ringfalte, die Duplikatur, aus der das Colare herausragt und den proximalen Teil des Halses wie eine Manschette umgibt (Figur 377).

Cheilostomata. — Der Mechanismus des Verschlusses der Zoidmündung und der Invagination und Evagination der Tentakel-Krone lehnt sich an die eben behandelten Verhältnisse an, ja sie leiten sich in der Stammesgeschichte voneinander ab. Die eingetretenen Differenzierungen sind durch die Verkalkung des Außenskelettes und durch das Starrwerden der Körperwand bewirkt worden.

Bei dieser Gruppe *der Stelmatopoda* hat das Zoid durch Verkalkung der Kutikula eine starre, panzerartige Beschaffenheit und dadurch einen erhöhten Schutz gewonnen. Das terminal oder subterminal gelegene, spaltförmige Orificium wird hier durch einen Deckel (Operculum) geschlossen. Diese Einrichtung ist durch Abgliederung einer Unterlippe der Mündung oder eines in manchen Fällen auch verkalkten Teiles der Frontalmembran entstanden. Die Umrißlinie des Deckels läßt sich durchschnittlich als halbmondförmig bezeichnen, wobei der distale Abschnitt die Rundung zeigt, während der proximale meist geradlinig ist. Diese hintere Begrenzungslinie des Operculums stellt mechanisch seine quer zur Symmetrieebene der Organisation gestellte Drehachse dar. Die Enden derselben angeln in Lagern des Rahmens der Frontalmembran (Figur 298, 375 *C*).



Figur 378. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Lepralia pallasiana* J. P. C. Moll: *das Mündungs-Gebiet bei invaginiertem Darm-Komplex zur Demonstration der Vestibulardrüse.* (*1*) Rand der Mündung; (*2*) Diaphragma; (*3*) Vestibulardrüse; (*4*) Ovarium. Vergrößerung 100-fach. (Nach L. Calvet 1900)

Komplizierter sind die bezüglichen Verhältnisse *bei den Cheilostomata Ascophora* dadurch geworden, daß die Frontalmembran verkalkte. Im Zusammenhang damit kam es zur Bildung des Kompensationssackes. Die Drehachse desselben rückte vom proximalen (hinteren) Rand des Operculums etwas nach vorn (distal). Durch diese veränderte Angelung des Operculums ist jedesmal bei seiner Öffnungsstellung durch die Vanna noch ein 2ter Zugang von der Außenwelt in das Innere des Zoids geschaffen (Figur 303, 304).

Das Vestibulum ist gegen das Atrium durch ein einfaches Diaphragma, das heißt durch eines ohne Colare getrennt. Die Leibeswand-Muskulatur verhält sich grundsätzlich übereinstimmend mit jener *der Ctenostomata.* Der Schließmuskel des Operculums ist aus der somatischen Ringmuskulatur hervorgegangen.

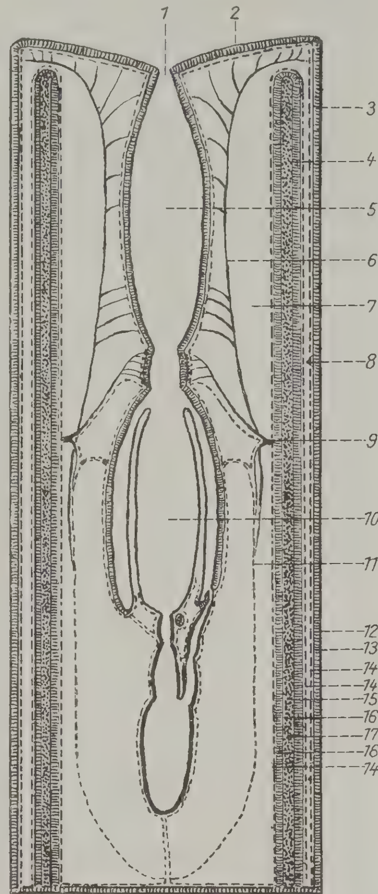
Das Einziehen der Tentakel-Krone bewirkt ein rechter und linker Retraktor mit gleichen Insertionsstellen wie *bei den Ctenostomata.* Durch die neuromotorische Kuppelung der Rückziehmuskeln und der Schließmuskeln des Deckels erfolgt gleichzeitig mit dem Einziehen des Polypides auch der Verschluß des Orificiums mit dem Operculum. Bei diesem Vorgang knickt ein für den Zölom-Raum zu langes Darmrohr im Gebiete des Ösophagus 2-mal ab. In dieser

Weise enger zusammengelegt findet der Darm in dem beengten Raum der Leibeshöhle Platz. Im ganzen ist die Organisation *der Cheilostomata* komplizierter als *bei den Ctenostomata*. Letztere werden auch von jenen unter der Annahme von Vereinfachungen abgeleitet (Figur 345, 350).

Hier sei die Bemerkung eingeschaltet, daß A. W. Waters (1904) *bei den Cheilostomata* eine Drüse, die je rechts und links mit einem Ausführungsgang im proximalen Gebiet der Apertur ausmündet, beschrieben hat. Die Bedeutung und Funktion dieses Drüsen-Organs ist nicht ermittelt (Figur 378).

Cyclostomata. — Besondere und abweichende Einrichtungen für die Evagination und Invagination der Tentakel-Krone und des Verschlusses des Zoids weisen *die Cyclostomata* auf.

Das Zoid hat in diesem Falle die Form einer Röhre mit terminaler Apertur. Für den Bewegungsmechanismus des Polypides ist der Umstand von Bedeutung, daß die Kutikula kalkig inkrustiert und dadurch starr gemacht ist. *Bei den Pachystega und Calyptrostega* wird dieser Zustand durch Ausbildung von Kryptozysten noch verstärkt (Seite 278). In den letzten beiden Fällen zeigen infolgedessen die Kolonien ein korallenartiges Gepräge.



Figur 379. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cyclostomata). — *Der Rumpf bei invaginiertem Darm-Komplex.* Schema. (*1*) Terminalporus; (*2*) Terminalmembran; (*3*) primäre Leibes-Wand (Gymnozyste); (*4*) Kryptozyste; (*5*) Vestibulum; (*6*) Musculi extensores vestibuli; (*7*) Zölom; (*8*) hypostegales Zölom; (*9*) Ligamentum fixatorium; (*10*) Atrium; (*11*) Membran-Sack, durch welchen das Zölom in einen extra- und einen intrasakalen Anteil geschieden wird; (*12*) Kutikula; (*13*) ektodermales Körper-Epithel; (*14*) Somatopleura der primären Körper-Wand; die beiden folgenden (*14*) Somatopleura der Kryptozyste; (*15*) ektodermales Epithel der Kryptozyste; (*16*) (*17*) verkalkte Schicht der letzteren. Vergleiche Figur 288. (Nach F. Borg 1926)

Die terminal gelegene Zoid-Öffnung wird *bei den Cyclostomata* durch eine elastische Membran, die Terminalmembran, welche ihrem Wesen nach ein Stück unverkalkte Leibeswand ist, abgeschlossen. Diese Membran ist in ihrer Mitte für den Durchtritt der Tentakel-Krone bei der Evagination durchbrochen. Diese Öffnung wird Terminalporus genannt. Bei manchen Vertretern der *besagten Unterordnung* ist ein Sphinkter, Sphincter vestibuli, zum Verschluß der Apertur ausgebildet (Figur 376, 379).

Die die Terminalmembran bildende Leibeswand setzt sich in das ziemlich lange, röhrenförmige Vestibulum fort. Durch radiär angeordnete Extensoren kann es erweitert werden. Sein proximales Ende ist durch einen 2ten Sphinkter, den Sphincter atrii, verschließbar. Diese beiden Schließmuskeln sind die Sicherungen des Zuganges zum Zoid im invaginierten Zustand. Der Endabschnitt des Vestibulums am Übergang in das Atrium ist dem Diaphragma *der Ctenostomata und Cheilostomata* vergleichbar.

An das Vestibulum schließt wie *bei den beiden anderen Unterordnungen* das von der Tentakel-Scheide begrenzte Atrium an. Letzteres reicht bis an die Basis der Tentakel-Krone. Im vorliegenden Falle sind die Raumverhältnisse der Leibeshöhle solche, daß die Darmschleife im eingezogenen Zustande ihre normale Gestalt behält und nicht wie bei *manchen Cheilostomata und Ctenostomata* geknickt und schleifenförmig zusammengelegt werden muß.

Eine besondere, *nur den Cyclostomata zukommende* Bildung ist der von F. Borg (1923) erkannte und erstmalig beschriebene membranöse Sack, Membransack, welcher den Darm vollständig umschließt und dadurch das Zölom des Metasomas in einen zentralen und einen periferen Raum unterteilt. Dieser Membransack inseriert am oberen Rande der Sphincter atrii, er umfaßt hier sozusagen mit seiner Öffnung das Rohr des Vestibulums, während sein in eine Spitze auslaufender Boden zusammen mit dem Funiculus an der Leibeswand und in der Nähe der Insertionsstellen der Retraktoren angeheftet ist. Außerdem erscheint der Sack, *je nach der Art*, in einem wechselnden Niveau mit der Tentakel-Scheide im Umkreis von 8 Stellen an der Leibeswand durch Bänder fixiert. Die Wand des in Rede stehenden Sackes ist an der Innenseite aus Mesoderm-Zellen aufgebaut, die nach außen eine homogene, einer Kutikula ähnliche Sekretschicht ausscheiden.

Die Einrichtung des Membransackes kammert einen Teil der Leibeshöhlen-Flüssigkeit um die Darmschleife ab. Da nun vom Darm ein Flüssigkeitsstrom in den Sack übertritt, wird dieser abgesackte Anteil des Zölom-Liquors unter erhöhtem Druck gehalten und dieser Überdruck dient zur Evagination der Tentakel-Krone. Bei diesem Vorgang sind auch der Sphincter atrii und die Extensores vestibuli mitbeteiligt. Wenn sich zur Invagination die Retraktoren kontrahieren, wird der pralle Membransack mit seinem Inhalt proximal verlagert und dadurch die extrasakale Leibeshöhlen-Flüssigkeit distal verdrängt. Der Effekt dieses Vorganges ist ein Zusammenpressen des Vestibulums und des Verschlusses des Terminalporus.

Und nun wäre noch der Muskel-Apparat *der Cyclostomata* im Gebiete des Vestibulums zu besprechen. Muskeln, welche anatomisch den somatischen Parietalmuskeln *der Ctenostomata und Cheilostomata* entsprechen würden, fehlen der in Rede stehenden Bryozoen-Gruppe vollständig. Bei der Starrheit der Leibeswand könnten sie gar nicht in Tätigkeit treten. Dafür stehen mit dem Mechanismus der Evagination und Invagination die Musculi extensores vestibuli im Gebiete distal vom membranösen Sack in Beziehung. Innerhalb des Sackraumes liegen der Sphincter atrii, die Constrictores canalis annularis und die großen Retraktoren.

Von diesen aufgezählten Muskeln wären die Extensoren des Vestibulums funktionell den Parietalmuskeln *der Ctenostomata und Cheilostomata* zu vergleichen. Ihrer histologischen Beschaffenheit nach sind sie aber von jenen ganz verschieden. Die kräftigsten und längsten Muskeln sind die Retraktoren, die aus quergestreiften Muskel-Elementen zusammengesetzt werden, während die Extensores vestibuli und der Sphincter atrii aus glatten Muskelfasern bestehen.

Form und Beschaffenheit der Stöcke

Wie eingangs erwähnt, sind die Bryozoen eine Tier-Gruppe, die eine große Mannigfaltigkeit der Gestalt aufweisen, daher ihr Gattungs- und Arten-Reichtum.

Manche Merkmale sind aber nicht immer konstant und unterliegen Abänderungen. Das hängt damit zusammen, daß verschiedene Faktoren in dieser Richtung bestimmend wirken.

Für die Form einer Bryozoen-Kolonie ist zunächst die Gestalt des Einzel-Individuums maßgebend. Diese kann entweder auf das einfache Schema der Röhre oder auf das 6-seitige, von ebenen Flächen begrenzte Kästchen zurückgeführt werden. Der eine wie der andere Typus zeigt vielfache Abänderungen. Die Röhre kann gerade oder gekrümmt sein oder sie kann durch Ausweitung Flaschenform annehmen oder zu einer Blase umgestaltet sein. Auch der Kästchen-Typus ist verschiedenen Abänderungen mit ähnlichen Endergebnissen der Gestalt wie bei der Röhrenform unterworfen.

Weiter beeinflußt die Art der Aneinanderordnung der Zoiden den Charakter der Kolonie. So können die Kästchen-Zoiden mosaikartig und im Verbund stehend, in Quincunxstellung (Figur 415 *A*), vereinigt sein und die Kolonie kann entweder krustenförmige Überzüge auf dem Substrat bilden (*Membranipora*) oder blätterförmig werden und in den Wasserraum hineinwachsen (Flustra).

Röhrenförmige Individuen bilden vielfach strauchförmige Zoarien, dabei können sie dichotomisch verzweigt angeordnet sein (*Crisidia*), oder sie bilden Äste, indem sie mit ihren Längsseiten (*Crisia*) verwachsen. Im Gegensatz dazu entstehen flache, scheibenförmige Stöcke, wenn sie mit einer Seite mit der Unterlage verwachsen (*Lichenopora*).

Diese verschiedenen Anordnungsweisen der Individuen zum Ganzen und zur charakteristischen Form einer Kolonie wird zwangsläufig durch das Gesetz der Knospenbildung bestimmt. Dabei ist zu beachten, daß jede Kolonie ihren Ausgang von einem einzigen sich festsetzenden Larven-Individuum nimmt. Durch Verwandlung geht dann aus diesem zunächst ein Primär-Individuum oder Ancestrula hervor, welche sich in der Folge auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospung vermehrt. Die Gestalt der Kolonie wird dann durch die für die Art festgelegte Norm der Knospenbildung bestimmt.

Die Form der Kolonie kann auch durch die Erscheinung des Polymorphismus beeinflußt werden und ihre Gleichförmigkeit einbüßen, wie dies bei Umbildung von Autozoiden in Heterozoide und Kenozoide eintritt.

Bryozoen-Kolonien weisen eine charakteristische Eigenfärbung auf. Es gibt durchsichtige und farblose Formen. Bei näherer Betrachtung können aber solche Zoide durch den Farbton des Magens oder durch die aufgenommene Nahrung gefärbt erscheinen (*Zoobotryon*). Vielfach herrscht eine gelblich-weiße, eine gelbe, braune und braunrote oder auch korallrote Färbung, die an das Außenskelett gebunden ist, vor. Vielleicht hat hier die Färbung desselben die Aufgabe der Abblendung des Lichtes zu bewirken. Färbung

Die bisher angeführten Faktoren, welche die Gestalt und Beschaffenheit der *Stelmatopoden-Kolonien* beeinflussen, sind im Organismus selbst gelegene und durch das Erbgut bedingte. Sie werden daher als innere bezeichnet. Außerdem formen und modeln auch noch die als Umweltfaktoren zusammengefaßten Kräfte an Bryozoen-Kolonien und mit Erfolg, da es festsitzende Tiere sind, die in dieser Richtung erfahrungsgemäß mehr beeinflußbar als frei bewegliche sind.

Im wesentlichen handelt es sich dabei um den Einfluß der Temperatur, um den Gehalt an Atemgasen, um die Salinität, der Reaktion, der Lichtdurchlässigkeit,

des Nahrungsgehaltes des Wassers, ferner ob dieses bewegt oder ruhig ist. In diesen Fragen ist aber zu ihrer Aufhellung noch wenig gearbeitet worden. Die Natur führt ja Versuche vielfach selbst im großen Stile vor. Man denke nur an Abänderungen im Habitus, der Größe, welche dieselbe Art in verschiedenen geographischen Breiten ihres Vorkommens erkennen lassen.

Zu der Zahl der einflußnehmenden Außenfaktoren gehört vor allem auch die Beschaffenheit des Substrates in seiner großen Mannigfaltigkeit: Felsengrund, lose Steine, harter grobsandiger Grund, die Oberfläche von Tieren, Algen, Gefäßpflanzen des Meeres, Treibholz, Hafenpfähle und dergleichen mehr.



Figur 380. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Membranipora pilosa* C. von Linné: *ein eben befruchtetes Ei aus dem Zölom des Mutter-Tieres.* (*Sp*) Spermien; (*RI*) Teilungs-Spindel des 1ten Pol-Körperchens. Vergrößerung 1000-fach. (Nach K. Bonnevie 1907)

Die marinen Bryozoen nehmen in ihrer weiten Verbreitung und in ihrer Toleranz gegenüber dem Wechsel der Lebensbedingungen reichen Anteil an Lebensgemeinschaften sessiler Tiere und Pflanzen. Faßt könnte die Frage gestellt werden, wo fehlen in solchen die Bryozoen? Sie besitzen aber viele starke Seiten in diesem Kampfe; zu diesen gehört ihre Kleinheit und die Vielzahl ihrer Individuen, die wirksame Art der Gewinnung der Ernährung, ihr rasch ablaufender Stoffwechsel und die größte Stärke in der Konkurrenz liegt in ihrem raschen Wachstum durch Knospenbildung.

Entwickelungsgeschichte Ei-Ablage

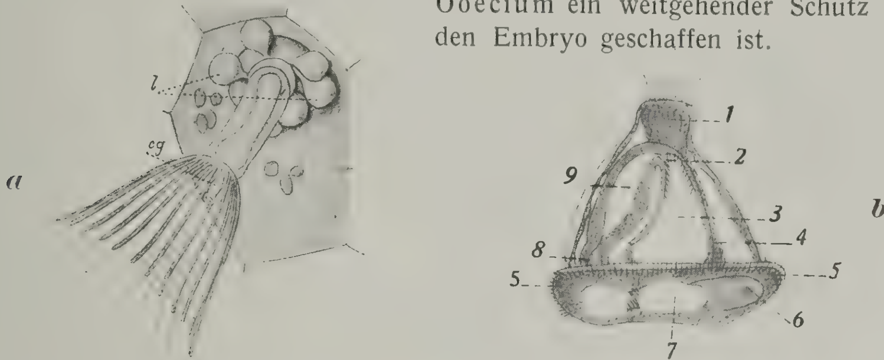
Die in den Ovarien entwickelten und freiwerdenden Eier gelangen zunächst in die Leibeshöhle des Metasomas. Hier erfolgt die autogame und polysperme Befruchtung (Figur 380). Das Loslösen des Eies aus dem Ovar wird, wie bezügliche Beobachtungen feststellen, durch die Bewegungen der Darmschlinge unterstützt, indem sie hierbei auf dem Eier-Stock schleift und auf ihn einen Druck ausübt.

Die Bedingungen, unter welchen die befruchteten Eier in die Embryonalentwicklung eintreten, sind dadurch bestimmt, ob sie ins freie Wasser abgelegt werden oder in Brutpersonen (Gonozoiden und Ooecien) die Vorteile der Brutpflege genießen.

Die Eier der eierlegenden Arten sinken nach der Ablage zu Boden und entwickeln sich im freien Dasein bis zur Larve. Ein bemerkenswerter Sonderfall und eine Art Brutpflege ist *bei Alcyonidium duplex* H. Prouho beobachtet worden. Bei dieser Art bleiben nämlich die Eier zu 6 bis 8 nach der Ablage durch das Intertentakularorgan am Rande der Duplikaturfalte mit einer stielartigen Ausziehung der Ei-Membran durch die ganze Zeit der Entwickelung haften (Figur 381).

Noch eine andere Form der Brutpflege außerhalb des Zöloms hat sich bei *Pherusa tubulosa* J. Ellis & D. Solander, *bei Flustrella hispida* Fr. Faber *und Alcyonidium mytili* J. G. Dalyell herausgebildet. Die Eier gelangen durch Dehiszenz der Tentakel-Scheide in das Atrium und nutzen den Schutz desselben bis zur Erreichung des Larven-Stadiums aus. Der Darm-Komplex des Muttertieres kann dabei durch Zurückbildung geopfert werden.

In den Fällen von innerer Brutpflege kommt nur 1 Ei zur Entwickelung. Dies steht vermutlich in Beziehung zu dem Umstand, daß im Gonozoid und Ooecium ein weitgehender Schutz für den Embryo geschaffen ist.



Figur 381. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *a Alcyonidium duplex* H. Prouho. *Das Mündungs-Gebiet mit entfalteter Tentakel-Krone.* (*l*) Eier, welche am Diaphragma mit einer stielartigen Ausziehung sitzen; (*cg*) Intertentakularorgan. Bei invaginierter Tentakel-Krone sind die Eier im Vestibulum geborgen. Vergrößerung 110-fach. ***b*** *Die Larve vom Cyphonautes-Typus,* die aus den Eiern hervorgeht. (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Cardia; (*3*) Pharynx; (*4*) Nerven- und Muskelstrang; (*5*) Corona; (*6*) birnförmiges Organ; (*7*) Atrium; (*8*) End-Darm; (*9*) Magen. Vergrößerung 340-fach. (Nach H. Prouho 1892)

An dieser Stelle sei die Bemerkung eingeschaltet, daß aus den Eiern *aller derjenigen Stelmatopoda,* welche sie zur Weiterentwickelung ins Meer ablegen, eine Larve vom Trochophora-Typus hervorgeht, die als Cyphonautes bezeichnet wird. *In allen anderen Fällen* zeigen die Larven unter dem Einfluß der Brutpflege verschiedene Grade der Vereinfachung. Wie erwähnt, ist die Brutpflege *bei den Stelmatopoda* eine fast zur Allgemeinheit gewordene Erscheinung.

Brutraum ist das Zölom. — *Bei den Cyclostomata* entwickelt sich das befruchtete Ei der Norm nach in der Leibeshöhle eines fertilen Autozoids und dieses wird zum Gonozoid. Es wurden aber nicht *wenige Beispiele* der Abänderung dieses Schemas ermittelt. In einigen Fällen, *wie bei Beania, Diplodidymia und Adeonella,* wird der Embryo außerdem noch von einem membranösen Sack umhüllt. Durch Raumverdrängung infolge der Größenzunahme des Embryos kommt es meist zur Degeneration der zugehörigen Darmschleife; eine Ausnahme davon bildet *Cylindroecium und Tubucellaria,* in welchem Falle der Darm erhalten bleibt. Wird nur ein Teil des Zöloms als Brutraum ausgenützt, dann wird dieser Abschnitt durch eine Scheidewand abgetrennt (Figur 340, 341).

Brutraum ist die Außenwelt. — *Bei Cheilostomata* werden Teile des Zoids zu Brutbehältern, zum Ooecium, ausgebildet, deren Bruträume extrazölomatische sind. Während bei den Gonozoiden die Eier am Ort ihrer Entstehung, das ist im Zölom ihre Entwickelung, durchlaufen, müssen sie in die Ooecien mittels des nicht einfachen Vorganges der Ei-Ablage übergeführt werden. Da diese Bruträume immer in der Nähe der Mündung des Zooeciums

zur Anlage kommen, ist der Weg durch die Außenwelt zum Brutraum jedoch ein kurzer. Immerhin ist in diesem Vorgang ein gewisses Gefahren- und Verlustmoment gelegen (Figur 342, 343).

Bisher hatten aber nur 2 Forscher, nämlich A. Gerwerzhagen (1913) und M. W. Paltschikowa-Ostroumova (1925), das seltene Glück, die Ei-Ablage *bei Bugula avicularia* C. von Linné *und Membranipora zostericola* Nordman durch direkte Beobachtung verfolgen zu können. Wie sich der Vorgang des Transportes des Eies aus dem Muttertier in den Brutraum abspielt, hat der erstgenannte Forscher genau, überzeugend und durch Abbildungen gestützt, vermittelt. Seinen Ausführungen soll folgendes entnommen werden. Durch die Bewegungen der Darmschleife wird das befruchtete Ei in dem engen Raum der Leibeshöhle hin- und hergewälzt und dabei zu einer flachen Scheibe deformiert. Nach einer gewissen Zeit kommt es zu einer Evagination der Tentakel-Krone. Hierbei zeigt aber diese nicht die Normalgestalt, sondern die Tentakel erscheinen dann ausgebreitet und zurückgeschlagen. Nun wird das Ei durch Kontraktion der Muskulatur der Leibeswand und der Tentakel-Scheide infolge des erhöhten Binnendruckes im Zooecium durch eine enge Öffnung (Coelomoporus) in der Leibeswand anal vom Ganglion und zwischen den 2 medialen Tentakeln der Analseite nach außen gepreßt. Die während der Ausstoßung einhergehende Gestaltsveränderung der Ei-Zelle ist aus der Abbildung in Figur 382 ersichtlich.



Figur 382. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Bugula avicularia* C. von Linné: *Überführung des Eies in das Ooecium.* **a** Das Ei verläßt durch den Coelomoporus die Leibes-Höhle und tritt in den Brut-Raum des Ooeciums ein. (*1*) obere (äußere) Blase; (*2*) Ei; (*3*) Avikular; (*4*) Ei in Furchung; (*5*) brauner Körper. **b** Die Deponierung des Eies im Brut-Raum ist erfolgt.
Vergleiche Figur 343. (Nach Ad. Gerwerzhagen 1913)

Das Ei gelangt bei diesem Vorgang zwischen die äußere und innere Blase des Ooeciums, das heißt in den zwischen diesen befindlichen extrasomatischen Brutraum, in welchem die Entwickelung bis zur Larve durchlaufen wird. Letztere verläßt die Brutkammer, vermutlich unterstützt durch die Aktion der Muskulatur der unteren Blase auf demselben Wege, auf welchem das Ei eingetreten ist.

Nach der Überführung des Eies in das Ooecium, was sich nach Paltschikowa-Ostroumowa in 5 bis 6 Sekunden *bei Membranipora zostericola* Nordman erledigt, wird der Tentakel-Apparat eingezogen und erst nach einer Ruhepause nimmt er wieder seine Tätigkeit der Nahrungsbeschaffung auf. Fehlgeburten sollen sich nicht selten ereignen.

Wie Figur 342 zeigt, kann jedes Individuum einer Kolonie ein Ooecium erzeugen, aber es kommt immer nur zur Ausbildung einer einzigen Larve. Das erscheint in erster Betrachtung wenig und unzureichend zu sein. Jedoch erscheint die Zeugung einer Larve bei jedem Zoid mit Ooecium als weitgehend gesichertes Ergebnis der geschlechtlichen Fortpflanzung. Der Verlust an Eiern im Vergleich zu dem bei freier Ablage ist wahrscheinlich verschwindend klein. Die Erhaltung der Art wird im vorliegenden Falle auch durch die große Zahl der eiererzeugenden Individuen begünstigt. Ob das gleiche Ooecium nacheinander Eier ausbrüten kann, darüber fehlen Beobachtungen. Da *bei Membranipora zostericola* Nordman die Larven-Entwickelung nur 48 Stunden in Anspruch nimmt, wäre dies nicht auszuschließen.

Über die Embryonalentwickelung *der Eier von Stelmatopoda* liegen Untersuchungen vor von J. Barrois (1877, 1880) an *Lepralia pallasiana* J. Moll, von W. Repiachoff (1878, 1879) *bei Membranipora (Tendra) zostericola* Nordman, von W. J. Vigelius (1886) *bei Bugula calathus* A. M. Norman, von S. F. Harmer (1887) an *Bugula calathus* Norman, von E. Pergens (1889) an *Microporella malussii* J. D. Audouin, von H. Prouho (1892) bei *Electra pilosa* Fischer *und Alcyonidium albidum* J. Alder, von R. M. Pace (1906) an *Flustrella hispida* O. Fabricius und von E. Marcus (1926) an *Farella repens* A. Farre. Embryonalentwickelung

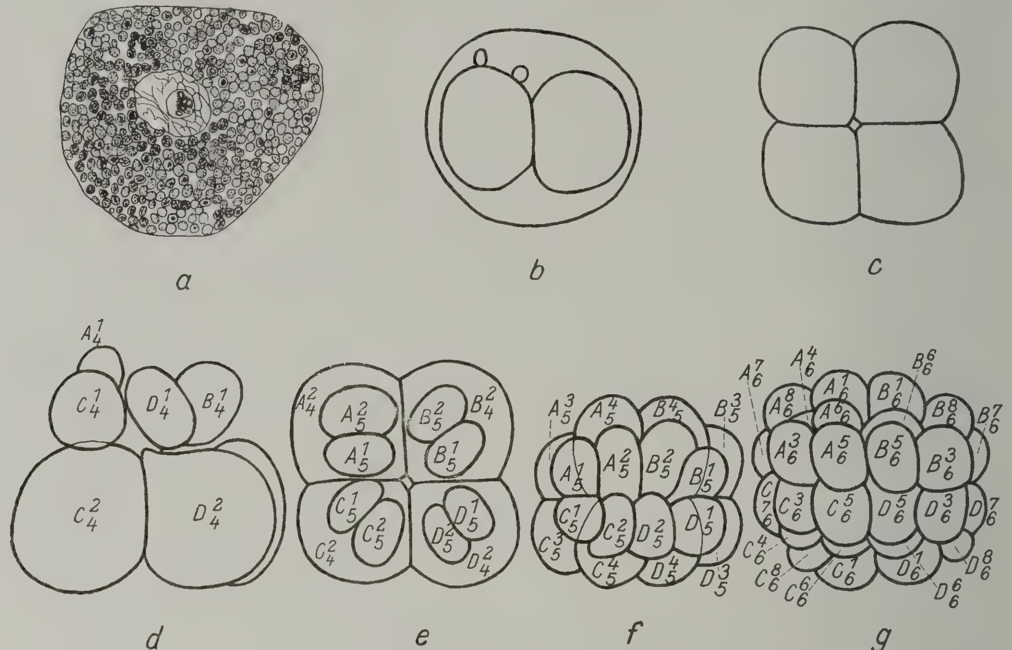
Nach Beobachtungen von E. Marcus (1926) kugeln sich die dotterreichen Eier von *Farella repens* A. Farre, die durch die Passage durch den Zölomoporus stark deformiert sind, alsbald ab und scheiden eine Membrana vitellina aus. In diese Periode fällt auch die rasch nacheinander erfolgende Ausstoßung der beiden Richtungskörperchen.

Die Furchung der Eier von *Farella* ist eine totale und adäquale. Sie läßt keine Anklänge etwa an den Spiraltypus der Furchung erkennen. Dies ist ein wichtiges negatives Merkmal für die Beurteilung der Konstitution der Eier *der Stelmatopoda und der Bryozoen überhaupt.*

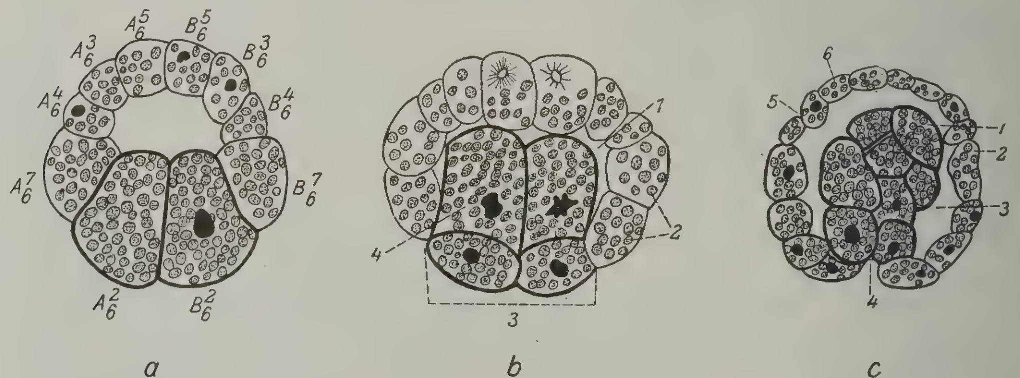
Das Resultat der ersten 4 Teilungsraten ist bei den dotterarmen Eiern *von Bugula calathus* A. M. Norman eine aus 32 Zellen bestehende Zellplatte, deren Zellen in 2 Schichten — eine der animalen, die andere der vegetativen Seite zugehörend — angeordnet sind. Die Gruppierung der Blastomeren in Form einer Zellplatte ist ein für die Entwickelung *der Stelmatopoda* sehr charakteristisches Bild (Figur 385). Bei dotterreichen Eiern aber, wie bei jenen von *Flustrella*, sind im 8er-Stadium nach Beobachtung von R. M. Pace (1906) 4 große Makromeren und 4 kleinere Mikromeren zu unterscheiden (Figur 383).

Zur Bildung einer linsenförmigen Zöloblastula kommt es dadurch, daß die 2 Lagen Blastomeren des 32-Zellen-Stadiums auseinander weichen. Das Bestehen eines Blastozöls ist aber ein nur vorübergehender Zustand, der durch die Bildung des Entoderms alsbald wieder aufgehoben wird. Wie es scheint, sind es zunächst 4 Makromeren, welche in die Tiefe rücken und dabei von den Mikromeren mehr und mehr umwachsen werden. Nach den Bildern von R. M. Pace zu schließen,

dürfte es sich um einen Bildungsvorgang der Gastrulation handeln, der eine Mischform von Invagination und Epibolie darstellt (Figur 383, 384).



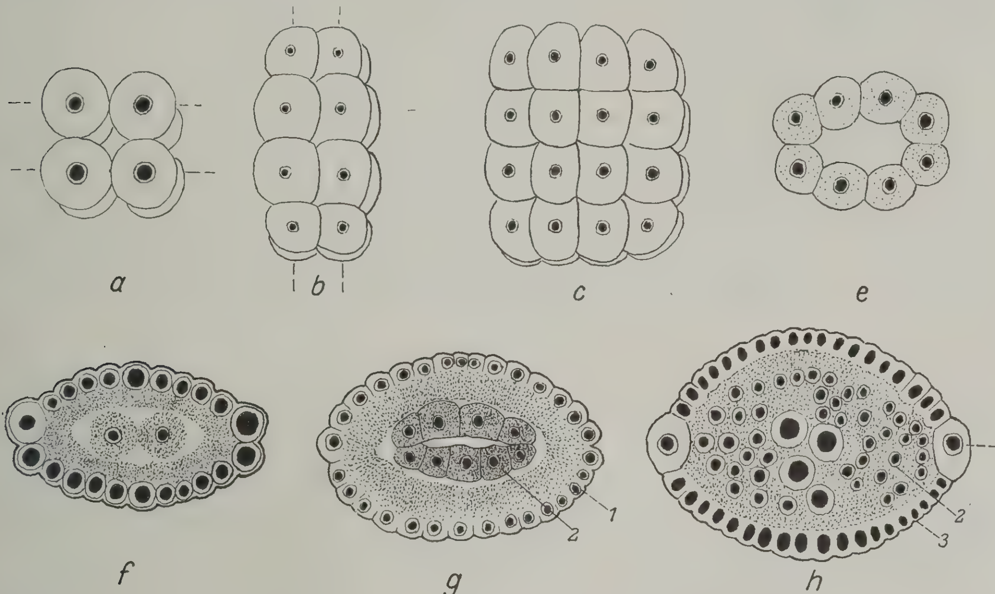
Figur 383. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius: *die Furchung des Eies.* ***a*** Schnitt durch ein reifes Ei. Beachte den Dotter-Reichtum in diesem Falle. Vergrößerung 250-fach. ***b*** 2-Zellen-Stadium. ***c*** 4-Zellen-Stadium. ***d*** 8 Zellen mit 4 Mikro- und 4 Makromeren (die beiden Quartette sind nicht gegeneinander verdreht). Vergrößerung 65-fach. ***e*** Das Mikromeren-Quartett hat sich geteilt. ***f*** 16 Zellen. ***g*** 32 Zellen. Vergrößerung 90-fach. Die Zell-Genialogie ergibt sich aus den Bezeichnungen der Blastomeren. (Nach R. M. Pace 1906)



Figur 384. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius: *Keimblätter-Bildung.* ***a*** Schnitt durch die Blastula mit 20 Zellen. Vergrößerung 250-fach. — ***b*** Längsschnitt durch das Stadium der beginnenden Gastrulation. (*1*) Furchungs-Höhle; (*2*) orales Ektoderm; (*3*) Umfang des Blastoporus; (*4*) Entoderm. — ***c*** Schnitt durch die Gastrula. (*1*) Endoderm; (*2*) orales Ektoderm; (*3*) Furchungs-Höhle; (*4*) Blastoporus, zunächst noch offen; (*5, 6*) aborales Ektoderm. Vergrößerung 165-fach. (Nach R. M. Pace 1906)

Von besonderem Interesse für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Stellung der Bryozoen ist die nun erfolgende Entstehung des Mesoderms. Es läßt sich zunächst mit Bestimmtheit feststellen, daß hier keine Ur-

mesoderm-Zellen den Ausgangspunkt für dessen Bildung abgeben. Dieses negative Moment steht im Einklang mit dem obenerwähnten Befund, daß die Furchung nicht nach dem Spiraltypus vor sich geht. Es ist zu beklagen, daß es bisher nicht gelungen ist, die frühen Stadien der Mesodermbildung zu beobachten. R. M. Pace und E. Marcus (1926) stimmen darin überein, daß es unmöglich sei, in frühen Stadien in der zentral gelegenen, vielzelligen Zellmasse Entoderm und Mesoderm auseinander zu halten. Mit Bestimmtheit läßt sich ferner die Entstehung des Mesoderms nach dem Prinzip der Enterozölbildung ausschließen. Vermutlich handelt es sich ähnlich wie *bei den Phoronidea* um ein Herausdrängen von wenigen Zellen aus dem Gebiet des Urmund-Randes, die das Wesen von Mesoderm besitzen.

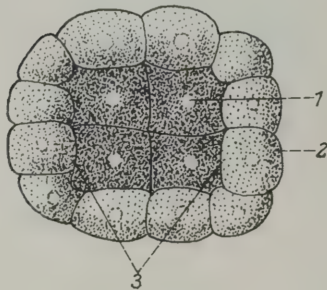


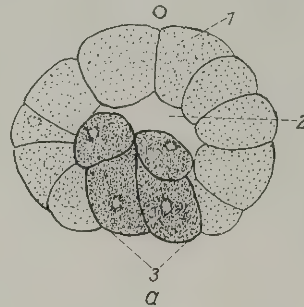
Figur 385. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Bugula calathus* A. M. Norman: *Embryonalentwickelung.* ***a*** bis ***e*** Furchung, 8, 16, 32 Blastomeren; charakteristisch ist die plattenförmige Anordnung derselben; ***e*** Schnitt durch die Zöloblastula. — ***f*** und ***g*** Gastrula. (*1*) Ektoderm; (*2*) Entoderm (dieses dürfte durch Verschieben von Zellen des Blastoderms in die Furchungs-Höhle entstehen). — ***h*** das Blastozöl ist nun von einer Zellmasse erfüllt, die zum geringeren Teil als abortive Entoderm-Zellen und im Rest als Mesoderm-Zellen aufzufassen sind. (*1*) Corona-Zellen; (*2*) Mesoderm; (*3*) Ektoderm. (Nach W. J. Vigellius 1886/88)

Somit bleibt die Frage offen, von welchem Mutterboden das mittlere Keimblatt abstammt und welches dessen Bildungsmodus ist. Auch sei darauf hingewiesen, daß das Mesoderm bei den Bryozoen im Vergleich zu anderen Tier-Typen im Imagozustand überhaupt weniger in Erscheinung tritt, was sowohl seine Masse und seine organbildende Stärke als auch seine gewebliche Differenzierung betrifft. Ebensowenig ist eine Unterscheidung zwischen larvalem und imaginalem Mesoderm möglich. Hier hätten also künftige Forschungen Lücken des Wissens in einer wichtigen Frage auszufüllen (Figur 386 bis 389).

In der Seitenansicht läßt das Gastrula-Stadium von *Farella repens* Farre bereits das spätere, *für die Cyphonautes-Larve* charakteristische, 3-seitige Profil erkennen (Figur 387, 388). Auf Grund dessen kann entsprechend der Bilateralität der Organisation eine rechte und linke Seite unterschieden werden. Außerdem ergibt sich auch schon ein Vorn und Hinten, das heißt eine künftige Mund- und

After-Region, ein Oben und Unten. Als Begrenzung der unteren Kante tritt nun eine breite Borde großer, kubischer Wimper-Zellen, Corona genannt, hervor, die morphologisch ein präoraler Wimperkranz ist und *allen Bryozoen-Larven* zukommt.



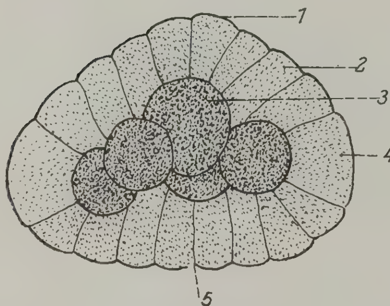


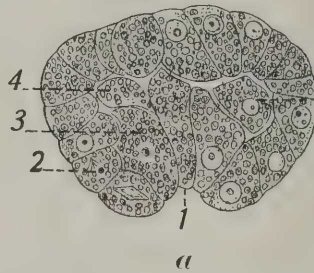


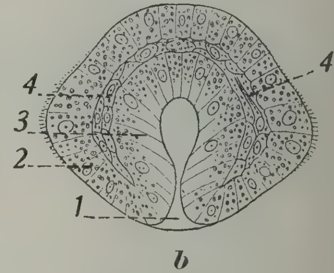
Figur 386. Figur 387.

Figur 386. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Membranipora pilosa* C. von Linné: *epibolische Gastrula von 32 Zellen.* (*1*) Entoderm; (*2*) Ektoderm; (*3*) Blastoporus, welcher sich in der Folge sehr verengt. Vergrößerung 450-fach. (Nach H. Prouho 1892)

Figur 387. VERMES OLIGOMERA (Ctenostomata). — *Alcyonidium albidum* H. Prouho: ***a*** *Vorstadium einer epibolischen Gastrula.* (*1*) Ektoderm; *2*) Blastozöl; (*3*) Entoderm. — ***b*** *Übergangs-Stadium zur Larve*, der Blastoporus ist obliteriert. (*1*) Entoderm; (*2*) Mesoderm; (*3*) Corona (Prototroch). Vergrößerung 640-fach. (Nach H. Prouho 1892)







Figur 388. Figur 389.

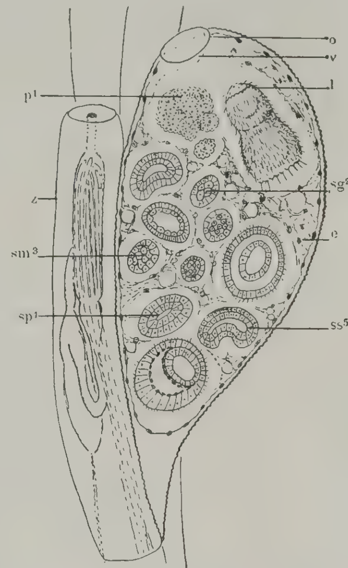
Figur 388. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Farella repens* O. Farre: *Gastrula, deren Entoderm durch Einwanderung entstehen soll.* (*1*) verdickte Stelle des Ektoderms als Vorstadium des Scheitel-Organes; (*2*) Ektoderm; (*3*) Entoderm; (*4*) Corona-Zellen; bei (*5*) senkt sich später das Stomodaeum ein. Vergrößerung 1300-fach. (Nach E. Marcus 1926)

Figur 389. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Paludicella articulata* Chr. G. Ehrenberg. ***a*** *Medianschnitt durch die Gastrula.* (*1*) Gastroporus; (*2*) Ektoderm; (*3*) Entoderm; (*4*) Mesoderm-Zellen. — ***b*** *optischer Schnitt durch eine etwas ältere Gastrula.* (*1*) Gastroporus; (*2*) Ektoderm; (*3*) Entoderm; (*4*) Mesoderm. Vergrößerung 300-fach. (Nach F. Braem 1896)

Dieser Wimperkranz (Trochus) begrenzt ein oberes Feld der Körperoberfläche, die spätere Episphäre, und ein unteres Gegenfeld, die nachherige Hyposphäre der künftigen Larve. Die zuletzt erwähnte Körper-Region ist in diesem Entwickelungszustand durch den Blastoporus gekennzeichnet. Eine andere charakteristische Bildung geht aus einer Verdickung des Ektoderms am Kulminationspunkt der Episphäre hervor. Es handelt sich um das Scheiben- oder Scheitel-Organ, dessen lange, starre Sinneshaare auf die Funktion als Sinnes-Organ hindeuten. In der Tat handelt es sich um die für die Trochophora typische Scheitelplatte, also um das larvale zentrale Nerven-Organ. Die Scheitelplatte ist durch ein Muskelband mit einem vor dem Munde gelegenen Tast-Organ, dem

birnförmigen Organ, verbunden. Beide Organe können vorgeschoben und zurückgezogen werden. Weitere Differenzierungen, die vorwiegend das Ektoderm betreffen, führen zur Ausbildung der Larve *der Stelmatopoda*, die je nach ihrer Gattungszugehörigkeit eine verschiedene Gestalt und Organisation aufweist, aber auf das Schema der Trochophora zurückgeführt werden kann. *Die hier gegebene Beschreibung bezieht sich immer auf den Cyphonautes, die Larve von Membranipora.*

Die Leibeswand *der jungen Larve* besteht zunächst nur aus dem ektodermalen Körper-Epithel, an dessen Innenseite spärliche Mesenchym-Zellen (larvales Mesoderm) angelagert sind. Die von der Körperwand begrenzte Höhle ist primäre Leibeshöhle. In diesem Alters-Stadium läßt sich die Entstehung des künftigen, U-förmig gekrümmten Larvendarmes aus 3 getrennten Anlagen verfolgen. Das primäre Entoderm als Grundlage des Mesodaeums bildet in der Leibeshöhle einen aus großen Zellen bestehenden Kern. Das Stomodaeum und Proctodaeum geht aus getrennten Ektodermverdickungen hervor. Zuerst vereinigt sich die Anlage des Vorderdarmes mit jener des Mitteldarmes und etwas später verschmilzt dieser auch mit dem schlauchförmig gewordenen Hinterdarm. Dieses Entwickelungs-Stadium veranschaulicht die Figur 391. In dem längsovalen Felde, welches von dem präoralen Wimperkranz begrenzt wird, nimmt den größeren Teil die weite Mund-Öffnung in Anspruch. Vor ihr liegt das birnförmige Tast-Organ und der Rest des Feldes ist zur Anlage des Proctodaeums umgewandelt.



Figur 390. VERMES OLIGOMERA (Cyclostomata). – *Schema der embryonalen Teilung und Vermehrung.* (*e*) Embryophor; (*l*) Larve, deren oraler Pol nach oben gekehrt ist; (*o*) Mündung des Gonozoids; (*p*¹) primärer Embryo, von dem sich lappenförmige Stücke loslösen; (*sg*²) sekundärer Embryo im Gastrula-Stadium (aus Teilstücken von *p*¹ hervorgegangen), bei dem das Entoderm durch Einwanderung in Bildung begriffen ist; (*sm*³) sekundärer Embryo mit vermehrten Entoderm-Zellen; (*sp*⁴) sekundärer Embryo mit parietalem Mesoderm; (*ss*⁵) sekundärer Embryo mit Saugnapf-Einstülpung; (*v*) Verschlußfalte des Gonozoids; (*z*) benachbartes Zoid. (Nach E. Marcus 1926)

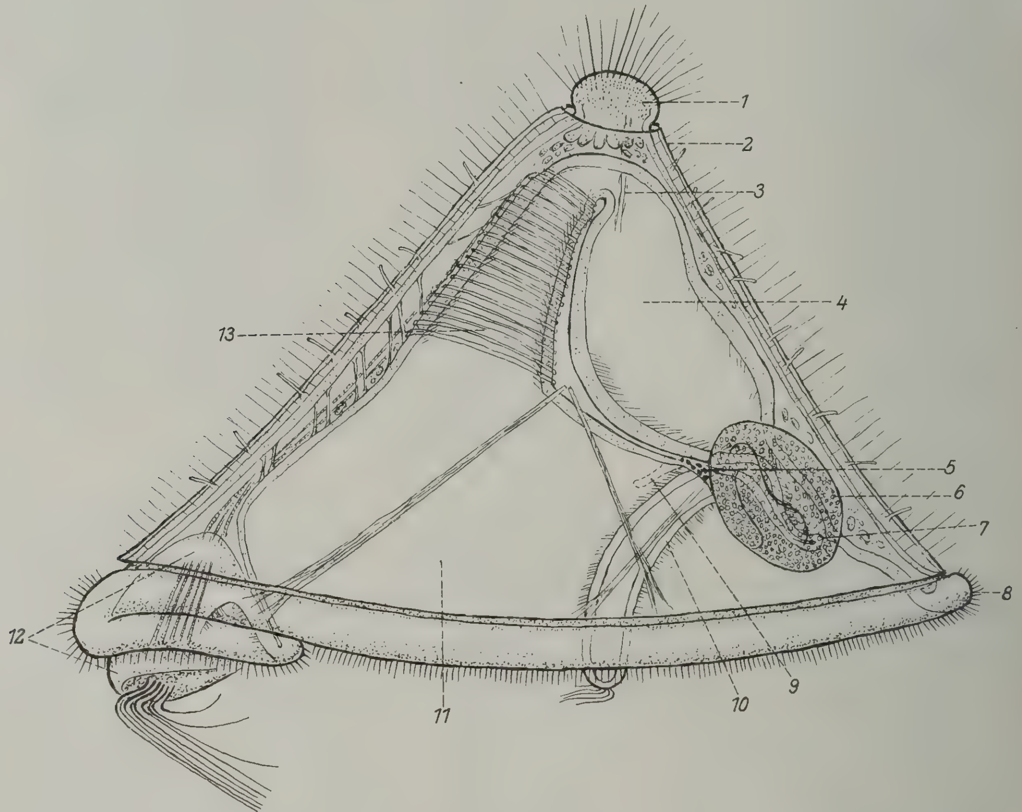
Embryonale Teilung

Hier sei eingeschaltet, daß sich *bei den Cyclostomata* ein besonderer Modus der Vermehrung durch sogenannte embryonale Teilung herausgebildet hat. Der Vorgang besteht darin, daß sich die Morula oder Gastrula eines Gonozoids durch Ein- und Abschnürungen in Stücke zerteilt, aus welchen komplette Larven als eine sekundäre Generation hervorgehen. Wenn sich dieser Vorgang nochmals wiederholt, entsteht eine tertiäre Generation. Es ist einzusehen, daß auf diesem Wege die Vermehrung, die hier ihrem Wesen nach eigentlich ein Knospungsvorgang ist, in sehr intensiver Weise erfolgt. *Bei Diastopora* wurden über 100 Larven gezählt, die aus einem befruchteten Ei entstanden waren. So wird die geringere Anzahl von Gonozoiden, wie sie *bei den Cyclostomata* zur Entwickelung kommen, durch den Vorgang der embryonalen Teilung ausgeglichen (Figur 390).

Larve

Der Cyphonautes. — Unter *den Larven der Stelmatopoda* ist *die als Cyphonautes benannte* die am besten studierte. Außer durch H. Prouho (1892) hat sie in H. Kupel-

wieser (1906) einen genauen Untersucher und trefflichen Bearbeiter gefunden. Nach der Ansicht des genannten Forschers würde *der Cyphonautes die ursprüngliche Larven-Form der marinen Bryozoen darstellen.* Aus diesem Grunde ist sie in morphologischer und stammesgeschichtlicher Hinsicht mit Recht besonders beachtenswert. Es ist auch von Interesse, daß, wie schon früher bemerkt wurde, nur jene Stelmatopoden-Vertreter in ihrer Entwickelung *den Cyphonautes* aufweisen, die ihre Eier



Figur 391. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Membranipora pilosa* C. von Linné: *Larven-Stadium Cyphonautes.* Seitenansicht. (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Schale; (*3*) Muskel; (*4*) Magen; (*5*) Schließ-Muskel der Schalen; (*6*) Saugnapf; (*7*) After; (*8*) Corona; (*9*) Velum; (*10*) Innenbogen der Corona; (*11*) Atrium; (*12*) birnförmiges Organ; (*13*) Ring-Muskulatur des Pharynx. Vergrößerung 650-fach. (Nach dem Leben, Original)

nach außen ablegen und damit einen einfachen und urtümlichen Modus vertreten. *In allen anderen Fällen* ist eine Brutpflege ausgebildet und die bezüglichen Larven besitzen im Zusammenhang mit dieser einen mehr oder weniger rudimentär gewordenen Darm oder überhaupt keinen (Figur 391, 396, 397, 399).

Bisher sind nur bei den folgenden wenigen Arten *Membranipora pilosa* C. von Linné (Cheilostomata), *Alcyonidium albidum* Alder, *Hypophorella expansa* E. Ehlers und *Farella repens* Farre (alle Ctenostomata) die Cyphonautes-Larven nachgewiesen worden. Beachtlich für die phylogenische Auswertung dieses Larven-Typus ist der Umstand, daß sie im Entwickelungskreise von Formen, die verschiedenen Unterordnungen und verschiedenen Gattungen angehören, auftritt. Aus diesem Grunde kann es sich hierbei nicht um Larven-Formen handeln, die durch Konvergenz entstanden sind.

In bezug auf die Erforschungsgeschichte der Cyphonautes-Larve sei erwähnt, daß der Name *Cyphonautes compressus* auf C. G. Ehrenberg (1830) zurückzuführen ist. A. Schneider (1869) wies als erster nach, daß *aus dieser Larve Membranipora pilosa* C. von Linné hervorgehe.

In den Gebieten des Vorkommens der oben angeführten Stelmatopoden-Arten ist der Cyphonautes im Plankton der Küstenzone als eine ausgesprochene Schwimm-Form unter Umständen sogar eine häufige Erscheinung, ohne daß er jedoch als vorherrschender Planktont auftritt. Im Mittelmeer findet sich die Larve fast das ganze Jahr hindurch, allerdings mit dem Maximum in der warmen Jahreszeit. Bemerkenswert ist auch die lange pelagische Schwärmzeit von ungefähr 2 Monaten.

Körperseiten der Trochophora und des Cyphonautes. — Zum Verständnis der Gestalt, des Baues, sowie der Orientierung in den Körperseiten *des Cyphonautes und der anderen Stelmatopoden-Larven* sei zum Vergleich mit dem Bau-Typus der Trochophora folgendes in Erinnerung gebracht.

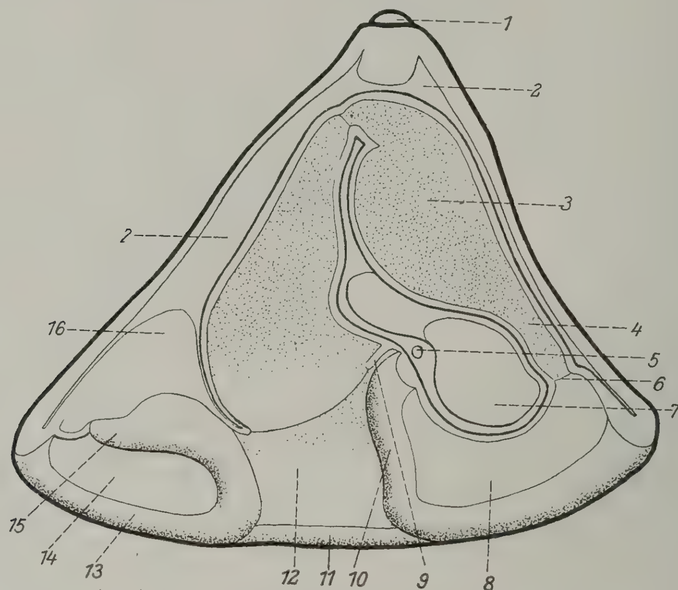
Der Körper der Trochophora ist symmetrisch gebaut. Das Vorderende ist durch die Scheitelplatte und das Hinterende durch den After bestimmt. Die Mitte des Körpers umschließt ein präoraler Wimperkranz, der Prototroch, und parallel zu diesem ein postoraler. Zwischen beiden liegt der Mund, der die Bauch- oder Ventralseite bestimmt. Die Gegenseite ist die Rücken- oder Dorsalseite. Das Gebiet des Körpers oberhalb des Prototroch ist die Episphäre mit der Scheitelplatte (Larven-Hirn) in ihrem Kulminationspunkt. Die Körper-Region unterhalb des Prototroch wird als Hyposphäre bezeichnet. Der Mund liegt also an der Grenze zwischen Epi- und Hyposphäre und der After am hinteren Körperpol. Die durch die Mund-Afterlinie bestimmte Seite ist die Ventralseite oder die adorale Region, die Gegenseite ist die Rückenseite oder aborale Region der Hyposphäre. Hinsichtlich der inneren Organe sei als beachtenswert hervorgehoben, daß das Darmrohr der Trochophora infolge der ventralen Lage des Mundes eine Knickung im Gebiete des Mesenterons aufweist, so daß das Darmrohr eine V- oder U-förmige Gestalt hat.

Bei dem vollausgebildeten Cyphonautes ist die 3-Eckform in der Seitenansicht deshalb so ausgeprägt, weil das äußere Körper-Epithel der Leibeswand in dem vorhergehenden Entwickelungs-Stadium eine rechte und linke chitinige Schale ausscheidet, die an den Seitenrändern nur durch einen schmalen Spalt voneinander getrennt sind. An der unteren Kante stehen die Schalen weiter voneinander ab, da hier das von dem, einen dicken Wulst bildenden Trochus umsäumte Feld der weiten Mundbucht oder des Atriums, sowie auch der After mit der Außenwelt in Beziehung tritt. Das Atrium kommt durch Einbuchten der ventralen Leibeswand der Hyposphäre zustande. An der Spitze des 3-Eckes zeigen die Schalen bogenförmige Ausschnitte für den Durchtritt der Scheitelplatte.

An den Seitenkanten können die Schalen Wehrstacheln besitzen und entlang des unteren Randes beschreibt H. Lohmann (1910) kleine Knötchen oder knopfartige Verdickungen. Die Schalen können durch Aduktoren, die quer durch den Körper ziehen, zum Schutze der Weichteile enger aneinander gelegt oder geschlossen werden.

Die Leibeswand wird in der Ausdehnung der Schalen von Platten-Epithel gebildet. Entlang der Schalenspalten ist das Epithel ein kubisches bis zylindrisches

und die einzelnen Zellen besitzen lange Wimperhaare. H. Kupelwieser beschreibt an der Leibeswand entlang der Seitenkanten der Schalen, ferner im Gebiet des Scheitel-Organs und an dem Prototroch Verdickungen des Epithels, welche aus hohen Zellen, in ihrer Beschaffenheit ähnlich Drüsen-Zellen bestehen und polsterartige Verdickungen bilden. Bei der Retraktion der Weichteile stellen diese einen Abschluß nach außen her. Der genannte Forscher bezeichnet diese Bildungen als Polster. Die Hyposphäre ist nicht sichtbar, weil sie reduziert und in die Episphäre eingebuchtet ist. Das, was sich also dem Beobachter des Cyphonautes als ein flacher, dreiseitiger Körper darbietet, ist, verglichen mit dem Bauplan der Trochophora, die Episphäre.

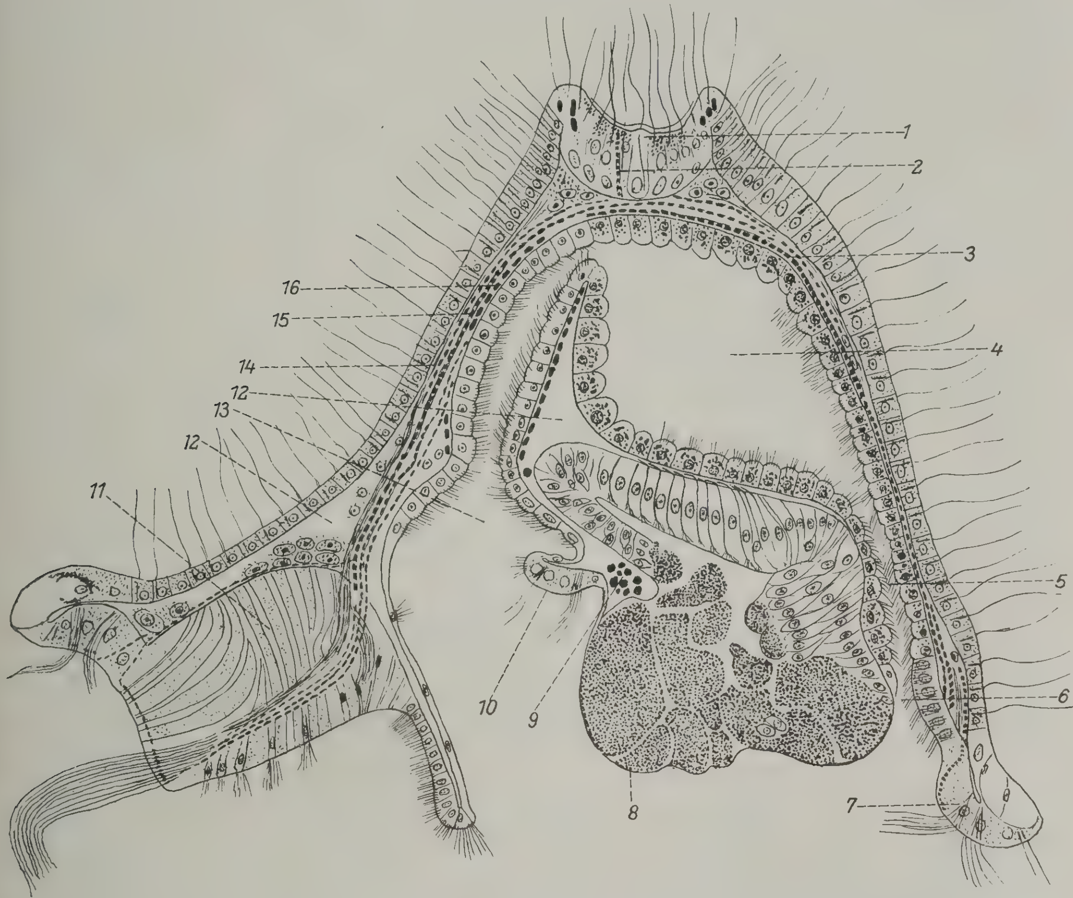


Figur 392. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Membranipora pilosa* C. von Linné: *Larven-Stadium Cyphonautes.* Innenansicht eines Medianschnittes. Schematisch. (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Leibes-Höhle; (*3*) Magen; (*4*) Rectum; (*5*) Schließ-Muskel der Schalen; (*6*) After; (*7*) Saugnapf; (*8*) Teilgebiet des Atriums; (*9*) Velum; (*10*) Innenbogen der Corona; (*11*) Corona; (*12*) Atrium; (*13*) birnförmiges Organ; (*14*) Teilgebiet des Atriums; (*15*) Wimper-Wall; (*16*) Gallert-Kopf des birnförmigen Organes. (Nach H. Kupelwieser 1906)

Der Prototroch (Corona) scheidet das Gebiet der Episphäre von jenem der Hyposphäre und im vorliegenden Falle bildet er einen abgrenzenden Rahmen für letzteres Gebiet. Bereits während der Embryonalentwickelung wird frühzeitig der Prototroch durch einen Kranz großer Wimper-Zellen vorbereitet. Es findet aber alsbald eine Vermehrung und eine histologische Differenzierung der primären Corona-Zellen statt. Zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse dienen die Figuren 392, 393. Die Fläche des Wimper-Kranzes wird dann noch durch Bildung bogenförmiger Seitenzweige vergrößert, die an der Ventralseite das birnförmige Tast-Organ umschließen und hinten das Mündungsgebiet des Afters von der Mundbucht abgrenzen. Diese Separierung ist auch eine funktionelle durch die Wirkung der Bewimperung des in Rede stehenden Corona-Astes.

Das Gebiet der Hyposphäre hat die Form eines längsovalen, eingesenkten Feldes, das von der breiten Corona umgrenzt wird. Der Lageplan und die Topographie der Organe innerhalb dieses Bezirkes werden verständlich durch den Vergleich

mit dem Normalschema der Trochophora. Es ergibt sich dann, daß im vorliegenden Falle von der Hyposphäre nur der ventrale Teil in der Ausdehnung der Mund-Afterlinie vorhanden ist, während die Region des dorsalen Abschnittes reduziert erscheint. Außerdem ist diese ganze ventrale Region der Hyposphäre als Atrium in die Episphäre eingebuchtet. Die Form derselben läßt sich mit der eines seitlich



Figur 393. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Membranipora pilosa* C. von Linné: *Larve Cyphonautes*. Medianschnitt. (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Muskel; (*3*) Dorsalmuskel; (*4*) Magen; (*5*) Rectum; (*6*) After; (*7*) Corona; (*8*) Saugnapf; (*9*) Schließ-Muskel der Schalen; (*10*) Velum; (*11*) birnförmiges Organ; (*12*) Leibes-Höhle; (*13*) Mund; (*14*) Haupt-Nervenstrang; (*15*) Dorsalmuskel; (*16*) Ring-Muskulatur des Pharynx. (Nach H. Kupelwieser 1906)

zusammengedrückten Trichters vergleichen. Innerhalb des Atriums liegt der längsovale Mund. Letzterer und seine angrenzenden Partien beherrschen eigentlich fast die ganze hyposphärische Region, so daß das Atrium auch als Mundfeld bezeichnet werden kann. Seiner Funktion nach stellt es den Auffang- und Sammelraum für die Nahrung während des langen pelagischen Lebens des Cyphonautes dar.

Von bemerkenswerten Bildungen innerhalb des Atriums ist ferner je ein rechts und links an der Atriumwand gelegener Saugnapf, auch »ventouse« oder »sac« oder »sac interne« genannt, zu erwähnen. Es ist eine für *die Larven der Stelmatopoda* spezifische Einrichtung, die bei der Festsetzung derselben in Tätigkeit

tritt. Dieser Saugnapf geht aus einem Säckchen des Körper-Epithels im Gebiete vor dem After — also aus der ventralen Region der Hyposphäre — hervor, welches Säckchen in der Folge unter das Körper-Epithel wächst und eine besondere histologische Differenzierung erhält. Im vollentwickelten Zustand wölbt die Bildung die Epidermis im Gebiete unter dem Magen als je eine rechts und links gelegene Protuberanz vor. Bei der Festsetzung tritt ein als Kitt wirksames Sekret und außerdem die Saugwirkung des mit einer besonderen Muskulatur ausgestatteten Saugnapfes in Funktion. Der After ist in dem ovalen Feld der Hyposphäre ganz nach rückwärts gedrängt.

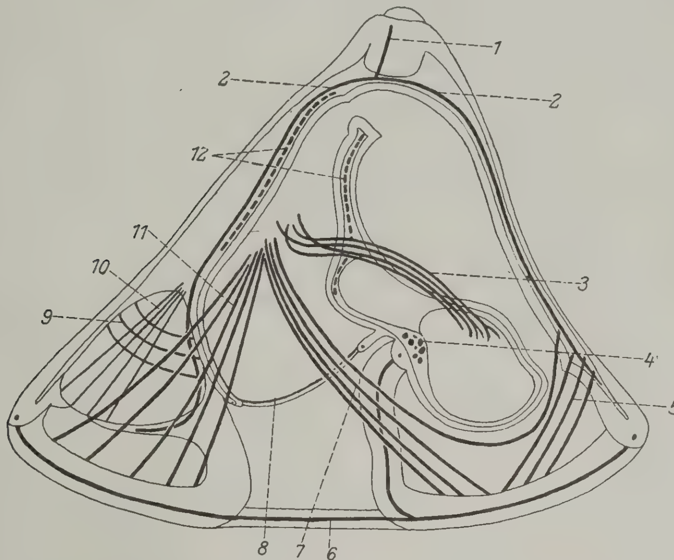
Eine andere, für *die Larven der Stelmatopoda* eigentümliche Bildung ist das birnförmige Organ. Es erinnert in seiner äußeren Erscheinung an das Oralorgan *der Kamptozoa*. Doch besteht der grundlegende Unterschied, daß das Organ des letztgenannten Tier-Typus der Episphäre, bei *den marinen Bryozoen* dagegen der Hyposphäre angehört (Figur 391, 393).

Das birnförmige Organ entsteht aus einem Säckchen des Körper-Epithels in der vor dem Munde gelegenen Nische der Hyposphäre oder des Atriums. Von der Kuppe dieses Säckchens schnürt sich ein Bläschen ab, das zu einem durch den gallertigen Inhalt seiner Zellen versteiften Abschnitt wird. Von J. Barrois (1880) wurde dieser Teil als »Organ glandulaire« bezeichnet. Der restliche Teil des primären Säckchens wird zum eigentlichen Organ, welches die Gestalt eines zungenförmigen Epithelwulstes mit einer Wimperrinne besitzt, in dessen Spitze ein Schopf langer Tasthaare eingepflanzt ist. Außerdem kommt noch ein bogenförmiger Seitenast des Trochus mit dem Organ in Verbindung. Ein eigener Muskel-Apparat kann das Vorstrecken und Zurückziehen des Tastpolsters bewirken.

Das birnförmige Organ erfüllt eine Doppelfunktion. Während des Schwimmens zur Zeit der pelagischen Lebensweise dient es nämlich als Greif- und Fang-Einrichtung der Nahrung, die auf dem Wege über die Wimperrinne der »Zunge« direkt in den Mund geleitet wird. Die zweite Aufgabe betätigt das Organ, wenn es zur Festsetzung der Larve kommt. In dieser Lebensphase schwimmt sie nicht mehr im Wasserraum herum, sondern kriecht mit der Bewimperung der Corona auf der Unterlage. Dann schiebt sich das Organ weit vor und tastet mit seinem Schopf plasmatischer Haare das Substrat auf seine Beschaffenheit ab. Zum Festsetzen wird eine glatte Oberfläche, wie jene von Posidonia-Blättern, bevorzugt.

Der Darmtraktus des Cyphonautes setzt sich aus den 3 typischen Abschnitten, dem Stomodaeum, dem Mesodaeum und dem Proctodaeum zusammen. Während das primäre Entoderm nach Verschluß des Blastoporus ein in die Tiefe versenktes, geschlossenes und aus großen, dottererfüllten Zellen bestehendes Epithelsäckchen darstellt, wird die Bildung des Vorder- und Hinterdarmes durch je eine grubenartige Einsenkung des primären Ektoderms vorbereitet. Es kommt dann zur Vereinigung dieser 3 Anlagen und damit ist das Darmrohr mit seinen Abschnitten, dem Ösophagus, Magen und Enddarm, hergestellt. Der Mund findet innerhalb des Atriums eine scharfe Abgrenzung durch das von H. Kupelwieser beschriebene Velum, welches als eine Epithelfalte vom Mundrand gegen das Lumen der Mundhöhle vorspringt. Am lebenden Objekt ist die als eine Art Mundklappe (Epistom) funktionierende Bildung schwer auszunehmen und macht sich eigentlich nur durch Undulieren im Atrium bemerkbar. In den Rand der Velumfalte ist ein schmales Muskelband als Sphinkter eingelagert. Insofern ist es berechtigt, diese Falte als

Grenze des Mundes zu betrachten, weil hier ein für den Ösophagus eigentümliches Epithel mit kubischen und bewimperten Zellen beginnt. Außerdem ist das Schlundrohr durch den Besitz einer Ringmuskulatur gekennzeichnet. An der Verbindungsstelle von Ösophagus und Magen funktioniert eine Verengung als eine Art Cardia. Das Epithel des Magens besteht aus großen kubischen Zellen, die Pigmentgranula enthalten. Der Endabschnitt des Magens ist als eine Wimper-Kammer ausgebildet.



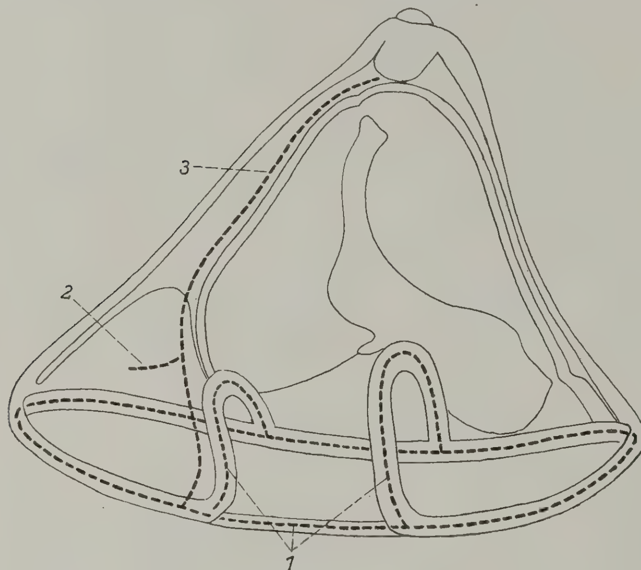
Figur 394. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Membranipora pilosa* C. von Linné: *Schema der Muskulatur des Cyphonautes.* (*1*) Retraktor des Scheitel-Organes; (*2*) Dorsalmuskel; (*3*) Saugnapf-Muskel; (*4*) Schließ-Muskel der Schalen; (*5*) Zweige des Dorsalmuskels; (*6*) Muskel der Corona; (*7*) hinterer Lateralmuskel; (*8*) Velum-Muskel; (*9*) Ring-Muskel des Gallert-Kopfes des birnförmigen Organes; (*10*) vorderer Lateralmuskel; (*11*) Zweige des Dorsalmuskels; (*12*) Muskulatur des Pharynx. (Nach H. Kupelwieser 1906)

Der Enddarm ist kurz und aus Wimper-Epithel aufgebaut. Der After liegt in der Rinne, welche die Leibeswand zwischen den Saugnäpfen bildet. Die kurze Strecke der Körperwand vom Anus bis zum Rande der Corona entspricht der dorsalen Region der Hyposphäre, die also im Vergleich zum Normalschema einer Trochophora *bei dem Cyphonautes* bis auf diesen kleinen Rest reduziert erscheint.

Muskulatur. — *Der Cyphonautes* besitzt ein reich entwickeltes System von Muskeln, die sich jedoch nicht ohne weiteres auf das Schema der Muskulatur der Trochophora beziehen läßt. Um die Erforschung der Muskel-Gruppen hat sich besonders H. Kupelwieser (1906) verdient gemacht (Figur 394).

Die Eigenschaften glatter Muskeln besitzt der paarige Saugnapfmuskel und der unpaarige Schließmuskel der Schale. Der erstgenannte Muskel hat seinen Insertions- und Kraft-Stützpunkt an der Schale im Niveau des Schlundes und seine 2te Angriffsstelle zwischen den Epithel-Zellen der lateralen Platte des Saugnapfes, die aus nicht sezernierenden Zellen aufgebaut ist. Dieser Muskel tritt erst bei der Festsetzung der Larve am Substrat in Tätigkeit. Der unpaarige Schließmuskel zerfällt in eine Haupt- und eine Nebenportion. Die Ansatzstellen an der Schale liegen in gleicher Höhe mit der Stelle, wo von der analen Wand des Schlundes das Velum entspringt.

Vom Typus quergestreifter Muskeln sind folgende Muskelzüge: Der Dorsalmuskel, er setzt sich aus etwa 10 schmalen und sehr langen Muskelbändern zusammen, welche in ihrer ganzen Ausdehnung der konvexen Seite des Darmes aufliegen und mit dem einen Ende am birnförmigen Organ und mit dem anderen im analen Gebiete der Corona inserieren. Für das Scheitel-Organ wird aus diesem Muskel je 1 Muskelband als Retraktor abgegeben. Ferner zweigt noch der Saugnapf-Muskel im Niveau des Schlundes ab, welcher einen Bogen um den Saugnapf beschreibt und sich schließlich dorsal vom Rectum anheftet.



Figur 395. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Membranipora pilosa* C. von Linné: *Schema des Nerven-Systems des Cyphonautes.* (*1*) Nerv der Corona; (*2*) Ast des Hauptnerven (*3*), der einerseits mit dem Scheitel-Organ und anderseits mit dem birnförmigen Organ und dem Corona-Nerven in Verbindung steht. (Nach H. Kupelwieser 1906)

Der Lateralmuskel mit einer vorderen und hinteren Portion hat seine eine Anheftung an der Schale. Sein vorderer Anteil ist mit dem zweiten Ende an der Corona in der Ausdehnung des birnförmigen Organs verankert, der hintere dagegen in dem mittleren Abschnitt der Corona. Die Bänder der beiden Partien des genannten Muskels gehen an der Stelle ihrer Anheftung an der Schale fächerförmig auseinander.

Die somatischen Muskeln des *Cyphonautes* dienen fast ausschließlich dazu, die über den Schalenrändern beim Schwimmen hervorragenden Weichteile auf Reize hin zwischen die Schalen zurückzuziehen mit dem Effekte, daß dann durch das Aufeinanderlagern der früher erwähnten Epithel-Polster eine Abdichtung nach außen erfolgt. Der Muskel des Saugnapfes tritt erst bei der Festsetzung der Larve in Aktion.

Die Form von Ringmuskeln hat die splanchnische Muskulatur des Ösophagus in Gestalt von etwa 20 reifenförmigen Muskelbändern, ferner der Velum-Muskel und endlich der Corona-Muskel.

An der Schale heften sich die Muskelbänder mit ihren Querschnitten an. Wo sie aber im Epithel inserieren, lösen sie sich pinselförmig in Fasern auf, die zwischen den Epithel-Zellen ihre Stützpunkte haben.

Nerven-System. — *Der Cyphonautes wird allgemein als eine Larven-Form vom Typus der Trochophora angesehen.* In Folgerichtigkeit dieser Annahme müßte das retraktile Scheitel-Organ der Scheitelplatte der Trochophora entsprechen und in seiner Funktion als larvales Hirn bewertet werden. Das in Rede stehende Scheitel-Organ dürfte diese Aufgabe auch tatsächlich erfüllen. Sein Feinbau ist aber noch unzureichend erforscht.

Am Nerven-System *des Cyphonautes* lassen sich 2 Nerven-Zentren feststellen, einmal das retraktile Scheitel-Organ und dann das birnförmige Tast-Organ. Während der pelagischen Lebensweise ist die Scheitelplatte das führende Zentrum. Beim Vorgang der Festsetzung der Larve scheint dagegen das birnförmige Organ diese Rolle zu übernehmen. Außer diesen beiden mit Sinnes-Organen vereinten nervösen Zentren wurden auch Nerven festgestellt (Figur 395).

Bei der aktiven Larve wird das retraktile Organ als ein knopfförmiger Körper mit einer konvexen Fläche aus dem Schalenloch vorgestreckt. An der Oberfläche ist es mit Tasthaaren besetzt. Gegen die Leibeshöhle ist seine basale Partie von keulenförmigen, plasmatischen Protuberanzen bedeckt. Beim eingezogenen Organ erscheint die Außenfläche eingetellt.

Nach H. Kupelwieser (1906) stellt das Scheitel-Organ einen unregelmäßig 2-schichtiges Zellpolster dar, dessen zentrale Partie von einer Schicht sehr langer Zellen eingenommen wird. Um diese gruppiert sich ein Kranz niedriger Zellen, deren Plasma mit Pigmentkörnchen erfüllt ist und in einem rötlich-braunen Farbton schimmert (wir selbst haben bei einem Exemplar die Pigment-Zone chlorophyllgrün gefärbt gesehen). Außen folgt dann noch ein Gürtel von unpigmentierten Deck-Zellen. Die 2te tiefere Zellschicht ist in Schnittpräparaten nur durch größere runde Zellkerne repräsentiert, da Zellgrenzen nicht nachweisbar sind. Vermutlich handelt es sich bei dieser Zellsorte um Neuronen.

An der Basis des Scheitel-Organes können in Schnittpräparaten nervöse Faserzüge festgestellt werden, ohne daß aber ein Zusammenhang mit den Neuronen ersichtlich wird.

H. Kupelwieser vermutet aus dem Pigmentgehalt des Scheitel-Organs, daß die pigmentführenden Zellen lichtempfindlich sind. *Cyphonautes* schwimmt immer mit dem Scheitel-Organ voran. Wie es scheint, bewirken dann äußere Reize das Zurückziehen des Organs und unter Umständen auch das Schließen der Schalen. Somit ist das retraktile Scheitel-Organ zweifellos ein Sinnes-Organ und stellt zugleich ein Nerven-Zentrum dar.

Nerven. — Die Kenntnisse über die Nerven *des Cyphonautes* sind in erster Linie den Studien von H. Prouho (1892) zu verdanken. Die Feinheit der Nervenfibrillen bereitet der Untersuchung und der Verfolgung ihres Verlaufes nicht geringe Schwierigkeiten. Einige Sicherheit gewährt die Untersuchung nur dort, wo die Nerven-Fibrillen zu Faserbündeln vereint sind.

Das Scheitel-Organ und das birnförmige Organ sind durch 1 Paar Nerven verbunden, die die stärksten Nervenfaserbündel *des Cyphonautes* darstellen. Dieses Nerven-Paar findet sich in der Medianlinie der Außenseite des Ösophagus lateral vom Dorsalmuskel und diesem dicht anliegend. Im Bereiche des Gallertknopfes des birnförmigen Organs zweigt von dem genannten Nervenzug ein Ast ab, der bis in die Corona verfolgt werden kann und sich hier mit dem Corona-Nerven verbindet. Von letzterem tritt ein Nervenzweig auch in den Innenast des Wimperkranzes ein. In den Abbildungen eines Sagittalschnittes durch *Cyphonautes* von H. Kupelwieser sind auch noch Fragmente von Nerven der lateralen Seite des Magens eingezeichnet zu finden. Das hier entworfene Übersichtsbild des Nerven-Systems ist wahrscheinlich ein ziemlich mangelhaftes.

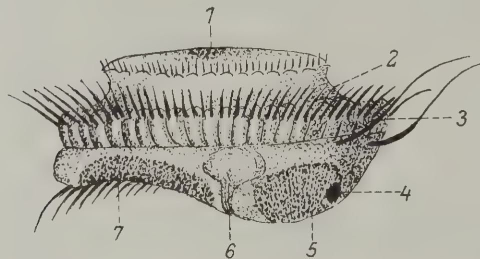
Ein Nieren-Organ ist *bei Cyphonautes* nicht beobachtet worden. Mit Rücksicht auf die zu leistende Arbeit und auf den Stoffumsatz während des langen

pelagischen Lebens ist der Mangel einer besonderen Einrichtung für die Exkretion eine auffallende Tatsache, aber auch im Hinblick darauf, daß das Protonephridium sonst eines der für den Trochophora-Typus charakteristischen Organe ist.

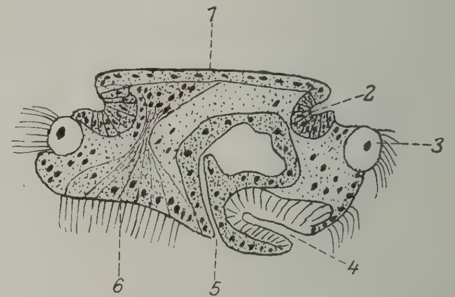
Mesenchym und Mesoderm. — Die Leibeshöhle ist *bei Cyphonautes* in ihrer Ausdehnung sehr beschränkt, infolgedessen ist auch wenig Leibeshöhlen-Flüssigkeit vorhanden. An geformten Elementen lassen sich in ihr nur Amöbozyten in nicht großer Zahl beobachten. Es ist anzunehmen, daß diese und die Muskulatur der Larve aus larvalem Mesoderm hervorgegangen sind. Aus welchen mesodermalen Mutter-Zellen das imaginale Mesoderm des Volltieres entsteht, ist nicht ermittelt.

Abgeänderte Larven

Wie erwähnt ist *der Cyphonautes* die einzige Larve der Stelmatopoda, bei welcher der Bau der Trochophora zwar schon abgeändert, aber doch gut erkennbar ist. *Dagegen sind die Trochophora-Merkmale bei allen anderen Larven noch mehr maskiert oder verloren gegangen* (Figur 301 ***b***, 396 bis 399, 583 ***b***, 591 ***b***).



Figur 396. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Alcyonidium mytili* J. G. Dalyell: *Habitusbild der Larve.* (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Mantelfalte; (*3*) Corona; (*4*) Augen-Fleck; (*5*) Saugnapf; (*6*) rudimentärer Darm; (*7*) birnförmiges Organ. Vergrößerung 80-fach. (Nach J. Barrois 1877)



Figur 397. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Alcyonidium mytili* J. G. Dalyell: *Medianschnitt durch die Larve.* (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Mantelfalte; (*3*) Corona; (*4*) Saugnapf; (*5*) rudimentärer Darm; (*6*) birnförmiges Organ. (Nach S. F. Harmer 1896)

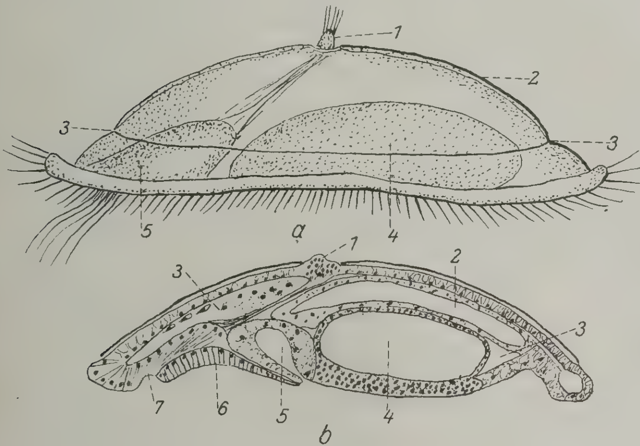
Dieser Gegensatz hier und dort hängt damit zusammen, daß im Falle *des Cyphonautes* die Eier vom Muttertier in das Milieu abgelegt werden und ihre Embryonalentwickelung in freier Ungehindertheit durchlaufen. Dazu kommt noch, daß die Larve dank der Funktionstüchtigkeit ihres Darmes sich selbst ernähren und ein langes pelagisches Leben führen kann. Anders sind *die Bedingungen der geschlechtlichen Fortpflanzung bei denjenigen Stelmatopoden-Formen, die ihre Entwickelung in Gonozoiden oder Ooecien erledigen.* In diesem Falle ist der natürliche Entwickelungsgang durch die Brutpflege und durch die Ernährung vom mütterlichen Organismus in dem Sinne beeinflußt, daß der Larven-Darm teilweise oder ganz reduziert worden ist. Infolgedessen kann sich die Larve nicht selbständig ernähren und ihre Schwärmzeit kann nur kurz sein. Im Falle vom *Cyphonautes* werden zwar mehr Eier erzeugt, aber deren Verlustziffer und auch die der Larven während des langen pelagischen Lebens ist gewiß groß. Werden anderseits, *wie bei den meisten marinen Bryozoen*, verhältnismäßig wenig Eier produziert, diesen aber eine sichere Entwickelung durch Brutpflege gewährt, dann wird, da überdies der Verlust an Larven durch die kurze Schwärmzeit herabgesetzt ist, das gleiche Ziel, nämlich die Erhaltung der Art zu sichern, erreicht.

Im Plankton rangiert *der Cyphonautes* zu den kleinen Planktonten, die man unter Lupenvergrößerung gerade noch gut erkennen und isolieren kann. *Bei dem größten aus*

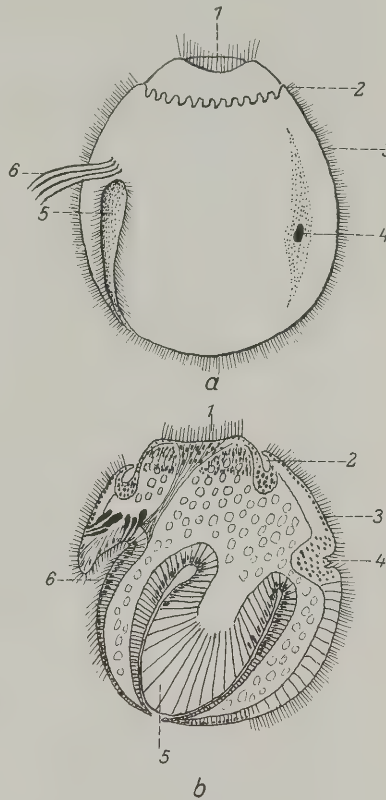
den Nordmeeren bekannt gewordenen Cyphonautes schneideri H. Lohmann hatte der orale Schalenrand eine Länge bis 780 μ, *Cyphonautes borealis* H. Lohmann hatte die Maße 690 μ, *Cyphonautes compressus* Chr. G. Ehrenberg 485 μ und *Cyphonautes balticus* H. Lohmann 390 μ. Die kleinste Form ist der *Cyphonautes barroise* H. Lohmann, dessen Umriß der einer Muschel-Larve zum Verwechseln ähnelt mit nur 200 μ Länge.

Die Larven der Crisiiden sind in der Hauptachse 70 μ, die *der Horneriden* 500 μ lang, *die von Flustrella hispida* J. V. Lamouroux 100 μ und *die von Farella repens* A. Farre 160 μ, *die von Membraniporella nitida* G. Johnston 240 μ, *die von Hippothoa hyalina* C. von Linné 240 μ, *die von Lepralia pallissana* J. P. C. Moll 310 μ.

Aus der Menge der marinen Bryozoen-Larven sollen hier nur einige Beispiele kurz besprochen werden. Eine lehrreiche Übersicht über die Gestaltenfülle der Stelmatopoden-Larven gab A. Barrois (1877) in seiner wertvollen Publikation über die Entwickelung der Bryozoen. In kleinerem



Figur 398.



Figur 399.

Figur 398. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius. ***a** Habitusbild der Larve.* (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Schale; (*3*) Mantelfalte; (*4*) Saugnapf; (*5*) birnförmiges Organ. Vergrößerung 70-fach. (Nach J. Barrois 1877). — ***b** Medianschnitt durch die Larve.* (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Magen; (*3*) Leibes-Höhle; (*4*) Saugnapf; (*5*) Pharynx; (*6, 7*) birnförmiges Organ. (Nach R. M. Pace 1906)

Figur 399. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Bugula neretina* C. von Linné. ***a** Habitusbild der Larve.* (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Mantelfalte; (*3*) Bewimperung in Medianlinien am ganzen Körper angeordnet; (*4*) Pigment-Fleck; (*5*) birnförmiges Organ; (*6*) Tast-Haare. — ***b** Medianschnitt der Larve.* (*1*) Scheitel-Organ, durch einen Nerven mit dem birnförmigen Organ verbunden; (*2*) Mantelfalte; (*3*) Wimperstreifen; (*4*) Pigmentfleck; (*5*) Saugnapf; (*6*) birnförmiges Organ mit großen Drüsen-Zellen. Vergrößerung 75-fach. (Nach L. Calvet 1900)

Umfange haben E. Marcus (1926, Seite 38) und F. Borg (1930, Seite 133ff.) markante Larven-Formen beschrieben und abgebildet. *Eine Liste der in den Nordmeeren beobachteten 5 Cyphonautes-Formen* ist H. Lohmann (1910) zu verdanken. Für die Gestalt der Larven ist das jeweilige Längenverhältnis der Körper-Achsen zueinander bestimmend. Die Scheiben-Form kommt zustande bei kurzer Hauptachse und durch die im Verhältnis zu dieser größeren Nebenachsen. Dabei kann Kreis- oder Ellipsen-Form in der Horizontalprojektion bestehen. Mit der Verlängerung der Hauptachse ist korrelativ eine Verkürzung der Nebenachsen

verbunden. Bei allen diesen Larven ist im Äquator des Larven-Körpers die Corona als Lokomotions-Apparat gut entwickelt. Das Scheitel-Organ erscheint in manchen Fällen ansehnlich groß und scheibenförmig, in anderen wieder sehr klein. In der oralen Fläche (Hyposphäre) ist das birnförmige Organ immer zu finden und ebenso der Saugnapf. Bei Vorhandensein des Darmes ist die Mund-Öffnung gewöhnlich sehr klein, aber ein Afterdarm fehlt in allen Fällen. Das Darmrohr kann auch vollständig rückgebildet sein.

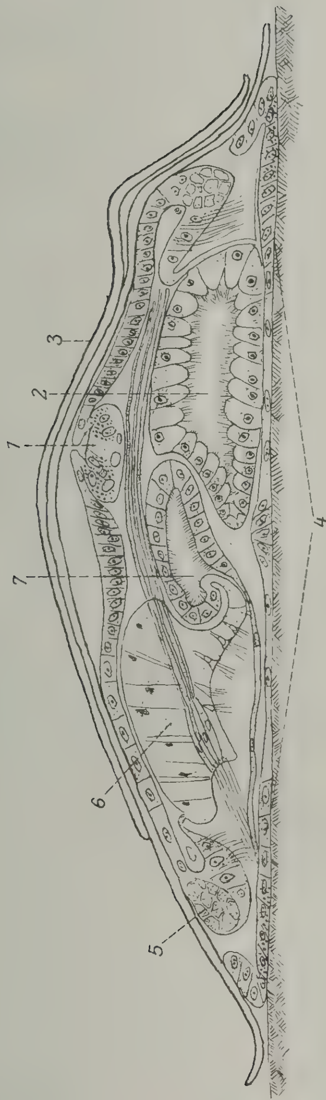
Als Beispiel für scheibenförmige, kreisrunde Bryozoen-Larven sei die von *Alcyonidium mytili* J. G. Dalyell erwähnt; ihr ist ein besonders großes Scheitel-Organ eigen (Figur 396). Der Darm mit Mund-Öffnung ist sackförmig und blind geschlossen, da ein Enddarm fehlt. Die Scheiben-Form erscheint noch ausgeprägter bei der Larve von *Flustrella hispida* O. Fabricius (Figur 398). Bemerkenswert ist hier das sehr verkleinerte Scheitel-Organ. Darmlos ist *die Larve von Bugula.* Sie repräsentiert den Larven-Typus mit verlängerter Hauptachse (Figur 399). Die Larve von *Flustrella hispida* O. Fabricius ist *neben Cyphonautes* das 2te bekanntgewordene Beispiel für eine Bryozoen-Larve mit 2 dorsalen Schalen. Bemerkenswert ist die Ähnlichkeit in Gestalt und Organisation der Larve von *Cephalodiscus indicus* A. Schepotieff (Handbuch der Zoologie III, Seite 25, Figur 21) mit gewissen *Stelmatopoden-Larven* (Figur 546 ***b***). Außerdem: Figur 520 ***b***, 529 ***b***, 545 ***b***, 546 ***b***, 553 ***c***, 567 ***b***, 577 ***b***, 583 ***b***, 585 ***b***.

Festsetzung und Verwandlung

Wenn *der Cyphonautes* verwandlungsbereit geworden ist, beginnt er mit weit vorgestrecktem birnförmigen Organ das Substrat auf seine Beschaffenheit abzutasten. Bevorzugt wird in diesem Falle eine Unterlage mit glatter Oberfläche, wie sie die Blätter von Zostera und Posidonia darbieten. Wenn eine geeignete Stelle zur Ansiedlung gefunden ist, dann geht ein Zucken und Zusammenziehen durch den Leib der Larve und alle Weichteile werden unter die Schale zurückgezogen. Dadurch übt der Weichkörper einen seitlichen Druck auf die Schalen aus, der zum Zerreißen ihrer Adduktoren führt. Der Effekt ist dann die Horizontallagerung der Schalen unter gleichzeitiger gegenseitiger Überschiebung. Nun ist auch der Zeitpunkt gekommen, daß die Saugnäpfe in Aktion treten, indem sie sich durch Kontraktion der Saugmuskel an der Unterlage ansaugen und durch Sekrete mit dieser verkitten. Alle diese Erscheinungen laufen in kurzer Zeit mit dem Endergebnis ab, daß von der Organisation *des Cyphonautes* nichts anderes als ein kleines Häufchen übrigbleibt. Mit Berechtigung kann dieses als ein Trümmerhäufchen bezeichnet werden, denn innerhalb der Leibeswand unterliegen alle inneren Organe, auch die Scheitelplatte der Histolyse (Figur 400, 401).

Ein Auflösen, ein Verdauen und ein Umbauen hebt jetzt an. Von der Organisation *des Cyphonautes* bleibt aber nur die Körperwand, und zwar der episphärische Teil und das hyposphärische Gebiet mit der Adhäsivplatte übrig. Die Leibeshöhle ist erfüllt von einer Masse degenerierter Zellen, von Phagozyten, von Dotter und von indifferenten Zellen. Das Wunderbare ist nun, daß aus diesem Trümmerfeld die Organisation *der Stelmatopoden-Imago* neu ersteht. Die Kraft embryonalen Geschehens vermag das aber nicht. Da tritt jetzt *die Allmacht der Knospung* auf den Plan. Sie vollendet den Ganzheits-Plan der Bryozoen-Organisation.

Wie später gezeigt werden wird, entsteht eine Knospe immer an der Leibeswand und das ektodermale Epithel und das mesodermale Peritoneum derselben liefern das Baumaterial für die zu bildende Darmschleife und das Zerebralganglion.



Figur 400. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Membranipora pilosa* C. von Linné: *Festsetzung des Cyphonautes als Einleitung zur Metamorphose.* Durch den Zug des kontrahierten Muskels der Saugnäpfe ist der Larven-Körper flach geworden und an das Substrat angedrückt. (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Magen; (*3*) Schalen; (*4*) das Gebiet des ventralen Teiles der Hyposphäre mit den Saugnäpfen; (*5*) Corona; (*6*) birnförmiges Organ; (*7*) Schlund. (Nach H. Kupelwieser 1906)

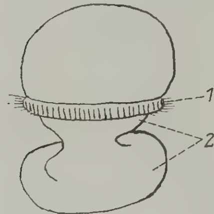


Figur 401. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Membranipora pilosa* C. von Linné: *Metamorphose.* Der Larven-Körper besteht jetzt eigentlich nur aus Leibeswand, da alle Larven-Organe dem Abbau unterliegen. (*1*) Anlage des Darm-Komplexes durch Knospung; (*2*) Zellen der der Auflösung unterworfenen Larven-Organe; (*3*) Substrat. (Nach H. Kupelwieser 1906)

Bei dem nun einsetzenden Aufbau dreht es sich um die Entscheidung, welcher Natur das nach der Histolyse der Larven-Organe übrigbleibende Zellenmaterial sei. Die Anschauungen der Forscher, wie die von S. F. Harmer (1887), H. Prouho (1892) und R. M. Pace (1906) sind diesbezüglich nicht einheitlich. Letztgenannte Forscherin spricht von Mesentoderm, die beiden anderen Autoren von Mesoderm. Diese Frage ist

deshalb wichtig, weil die Leibeswand der Larve noch einer somatischen Mesodermschicht bedarf, damit an ihr eine Knospe entstehen kann. H. Kupelwieser hat nun die bemerkenswerte Beobachtung gemacht, daß ein Teil der Mesoderm-Zellen histolysiert wird und ein anderer Teil erhalten bleibt. Und aus diesen ginge die fehlende Somatopleura hervor. Mit anderen Worten gesagt, es würde das für das Volltier nötige imaginale Mesoderm zunächst versteckt in der Masse liegen, welche die Leibeshöhle erfüllt.

Das Besondere in der Entwickelungsgeschichte und bei der Metamorphose der Stelmatopoda ist also, daß der embryonale Werdegang nicht zu Ende geführt und daß die imaginale Organisation auf dem Wege der Knospung geschaffen wird. Das erklärt sich wohl so, daß dieser Vorgang der ungeschlechtlichen Vermehrung in der Lebensgeschichte der genannten Gruppe die Oberhand gewonnen hat und beherrschend geworden ist, während die Embryonalentwickelung in den Hintergrund gedrängt erscheint. Dieser bemerkenswerte Vorgang läßt sich vielleicht durch die Annahme verständlich machen, daß das Erbgut der Bryozoen im Ablauf ihrer Stammesgeschichte in dem Teil für die Steuerung der Embryonalentwickelung defekt geworden ist und daß vikariierend der Anteil für die Knospung eingesprungen ist. Eine andere Fassung wäre die, daß das Kräftegleichgewicht in der Gesamterbmasse sich zugunsten jener für die Knospung verschoben hat.

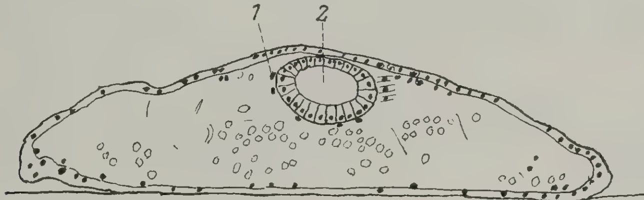


Figur 402. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Alcyonidium mytili* J. G. Dalyell: *Larve nach der Festsetzung.* (*1*) Corona; (*2*) stielförmige Ausziehung, die an den Stiel der Brachiopoden-Larven erinnert, sie entspricht aber einem ventralen Anteil der Hyposphäre der Larve. Vergrößerung 110-fach. (Nach A. Zschiesche 1909)

Zu jenen Larven-Formen, deren Organisation im Vergleich zum *Cyphonautes* den Bauplan der Trochophora weniger deutlich erkennen lassen, gehört die Larve von *Alcyonidium mytili* J. G. Dalyell. Sie wurde von T. Hincks (1851, 1857), von J. Barrois (1877), dann eingehender von O. Seeliger (1906) beschrieben. Ihre Metamorphose hat A. Zschiesche (1909) einer sorgfältigen Untersuchung unterzogen (Figur 496, 497). Über diese Studie soll im folgenden auszugsweise berichtet werden. *Bei dieser Larve* ist der Darm rudimentär; er besteht nur aus dem Ösophagus und dem afterlosen Magen, jedoch wird auch noch dieses rudimentäre Darmrohr während des Larven-Zustandes zurückgebildet, so daß also die Larve während der Zeit des pelagischen Lebens und im Zustand der Bereitschaft zur Verwandlung darmlos ist. In diesem Zusammenhang kann auch kein Atrium vorhanden sein. In der weiteren Folge mag es auch so sein, daß an Stelle eines rechten und linken Saugnapfes *bei der Alcyonidium-Larve* nur ein unpaariger vorhanden ist, der in der Phylogenie aber aus der Verschmelzung von paarigen Saugnäpfen hervorgegangen ist. Die Saugnapf-Natur ist hier viel klarer zu ersehen als *bei Cyphonautes.* Die Höhlung des Saugnapfes bezeichnet O. Seeliger (1906 Seite 4) als Vestibulum. Bei der Festsetzung der Larve konnte A. Zschiesche (1909 Seite 15ff.) die völlige Ausstülpung des Vestibulums feststellen, so daß seine Hohlfläche mit dem Substrat in Verbindung tritt und die Epithelwand sich zu einer Platte ausbreitet. Dieser Anheftungsplatte sitzt der eigentliche Larven-Körper mit einer stielartigen Verschmächtigung auf (Figur 402). Außerdem wird das Scheitel-Organ in die

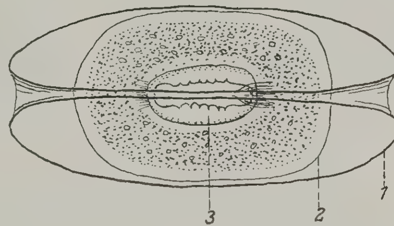
Tiefe versenkt und die Körperwand verwächst an der Einsenkungsstelle. Auch die Corona wird in das Innere eingestülpt. Alle diese Gestaltsveränderungen werden durch Erhöhung des Innendruckes infolge der Kontraktion des Retraktors des Scheitel-Organes und des birnförmigen Organes und von Muskelfasern, welche wie geometrische Sehnen zwischen dem Epithelwulst der Ringfalte ausgespannt sind, bewirkt. Der Saugnapf besitzt hier keinen Muskel.

Die Histolyse der inneren Organe geht *bei der Alcyonidium-Larve* ebenfalls sehr rasch vor sich. Dabei wird Dottermaterial, das in den Geweben aufgestapelt war, frei. Es setzt auch eine lebhafte Phagozytose in dem zerfallenden Zellmaterial



Figur 403.

Figur 403. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Alcyonidium mytili* J. G. Dalyell: *Schnitt durch die Larve nach der Festsetzung.* (*1*) Mesenchym-Zellen; (*2*) Epithel-Säckchen, an welchem die Knospung erfolgt. Vergrößerung 168-fach. (Nach A. Zschiesche 1909)



Figur 404.

Figur 404. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius: *Larve in Metamorphose.* (*1*) Schale; (*2*) Leibeswand-Sack; (*3*) Zell-Säckchen, an welchem der Darm-Komplex durch Knospung entsteht. (Nach H. Prouho 1890)

ein. Nach Zschiesche sind Mesoderm-Zellen und Mesenchym-Zellen Zellen gleicher Art, haben denselben Ursprung, erfüllen aber verschiedene Aufgaben.

Bildung des Primärzoids. Der sich nach der Festsetzung der Larve einleitende Vorgang ist der der Knospung zur Erzeugung des Primärzoids. Die erste Anlage für die Bildung der Knospe ist ein Zellensäckchen, das als primäres bezeichnet wird und im Gebiete des Scheitel-Organes an der Leibeswand der Larve entsteht (Figur 403, 404). An der Wand dieses Säckchens läßt sich ein inneres Zellblatt feststellen, aus dem das künftige Körper-Epithel und das Epithel des Darmes hervorgeht, und weiter ein äußeres Blatt, das künftige Peritoneum. Es wurde schon erwähnt, daß bezüglich der Herkunft des Zellenmaterials dieses ersten primären Zellensäckchens die Anschauungen der Forscher auseinandergehen. Das ist verständlich, da die histolytischen Vorgänge eine sichere Entscheidung dieser Frage schwierig machen. Die Annahme, daß das Primär-Individuum aus dem Scheitel-Organ hervorginge, dürfte deshalb verfehlt sein, weil es gegen die Erfahrung spricht, daß bereits spezialisiertes Zellenmaterial zum Aufbau einer neuen und ganz anderen Organisation dienen könnte.

An dem proximalen Abschnitt des primären Zellensäckchen bildet sich ein 2tes sekundäres Säckchen. Die Lumina beider verschmelzen dann miteinander. Beide Epithelsäckchen bilden nun zusammen die definitive, einheitliche Anlage der Darmschleife. Die Vorgänge, welche schließlich zur Entstehung eines Primär-

Individuums, der früher erwähnten Ancestrula, führen, stimmen im wesentlichen mit den Erscheinungen der Knospung des Imagozoids überein.

Mit der Ancestrula ist die 1te Anlage einer künftigen Kolonie geschaffen.

Zusammenfassend ergeben sich als wesentliche Etappen der geschlechtlichen Fortpflanzung der Stelmatopoda folgende Leitpunkte:

Aus dem befruchteten Ei geht eine Larve hervor, die auf den Bauplan der Trochophora zurückgeführt werden kann.

Die Stelmatopoden-Larve führt als selbständige Lebensform eine Zeitlang eine pelagische Lebensweise.

Während dieser wird die Larve von Meeresströmungen passiv vom Orte ihrer Entstehung vertragen und das führt zur horizontalen Ausbreitung der Stelmatopoda.

Die Larve setzt sich schließlich am Substrat fest und durchläuft eine Verwandlung.

Die Vorgänge der Metamorphose sind dadurch gekennzeichnet, daß die larvalen Organe dem Untergang geweiht werden — ausgenommen ist davon die Körperwand —, und daß an der apikalen Region der Leibeswand der Larve ein Primärzoid durch Knospung entsteht.

Dieses Primärzoid (Ancestrula) vermehrt sich zunächst auf vegetativem Wege, das ist durch Knospung; das bewirkt ein Wachsen der jungen Kolonie.

Nachkommen-Zoide aus dieser Periode ungeschlechtlicher Vermehrung werden geschlechtsreif und beschließen den Entwickelungsgang im Sinne der Metagenese durch Produktion von Larven.

Knospung

Ungeschlechtliche Vermehrung durch Knospung. Das aus der Larve hervorgehende Primärzoid vermehrt sich auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospen. Die durch Knospung entstehenden Nachkommen wiederholen diese Art der Fortpflanzung und dadurch, daß sie miteinander in Verbindung bleiben, entsteht ein Tier-Stock oder Cormus oder Kolonie.

Bei der Transparenz der Leibeswand mancher Bryozoen-Formen ist die Bildung der Knospen, wenigstens soweit es das Gestaltliche betrifft, am lebenden und konservierten Objekt unschwer zu beobachten. Schon die ersten Untersucher der Anatomie der Moostierchen haben diesen Vorgängen ihre Aufmerksamkeit zugewandt und verhältnismäßig gute Abbildungen gegeben. Eine wirkliche Analyse der Knospung wurde aber erst mit der Ausbildung des modernen Mikroskops und der Herstellung von Mikrotomschnitten möglich.

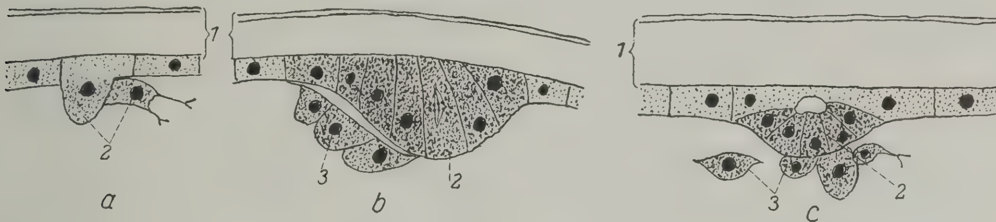
Über die Entstehung von Knospen *der Stelmatopoda* haben H. Nitsche (1871), Ad. Claparéde (1871), A. H. Haddon (1883), I. Barrois (1886), O. Seeliger (1890), L. Calvet (1900), C. B. Davenport (1891), Fr. Ladewig (1900), O. Römer (1906) und E. Herwig (1913) Studien angestellt.

Die Bildung neuer Knospen erfolgt an der Leibeswand des Zooids, und zwar *je nach der Stelmatopoden-Gruppe* an bestimmten Regionen derselben. Diese Form der Knospung wird als zooeciale bezeichnet. Oder die Knospung geschieht an der Körperwand eines Stolos, dann spricht man von stolonialer Knospung.

Zooeciale Knospung. — Bei der Entstehung der Knospe eilt die Bildung der Darmschleife jener der Leibeswand voraus, und zwar geht der Darm aus einer Zellwucherung in der distalen Region der Leibeswand des Mutterzooids hervor.

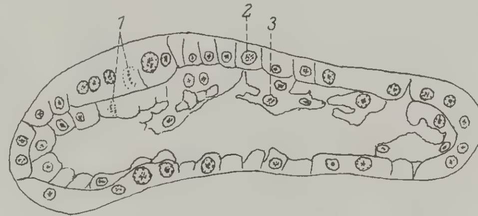
Dabei ist die Tochterknospe *bei den Stelmatopoda* mit seltenen Ausnahmen an der Analseite des Mutter-Zoids gelegen.

Das Gemeinsame bei der Bildung *der Knospen für Stelmatopoda* ist das, daß dieser Vorgang mit einer Einstülpung der Leibeswand gegen das Zölom des Metasomas einsetzt. Es ist anzunehmen, daß an der Knospungsstelle in dem ektodermalen Körper-Epithel, das ist die innere Schicht der Anlage, bildungsfähiges, nicht differenziertes Zellmaterial, mit einem Wort eine Proliferations-Zone vorhanden ist. Aus der inneren ektodermalen Schicht geht hervor das äußere Epithel des Hinterkörpers und das der Tentakel-Scheide, ferner das Nerven-System und endlich das Epithel der Tentakel-Krone und des Darmes.



Figur 405. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Alcyonidium gelatinosum* C. von Linné: *Knospung an der Leibeswand des Zoids.* **a** 1te Knospen-Anlage. (*1*) Kutikula; (*2*) Ektoderm. — **b** (*1*) Kutikula; (*2*) Verdickung des Ektoderms; (*3*) Mesoderm-Zellen. Letztere sollen nach E. Herwig aus ausgewanderten Ektoderm-Zellen hervorgehen. Vergrößerung 1500-fach. — **c** Knospen-Anlage mit beginnender Einstülpung eines Knospen-Säckchens. (*1*) Kutikula; (*2*) Ektoderm; (*3*) Mesoderm. Vergrößerung 1000-fach. (Nach E. Herwig 1913)

Figur 406. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Paludicella articulata* Chr. G. Ehrenberg: *Querschnitt durch einen Zweig nahe der Spitze.* 1te Anlage der Knospe bei (*1*) als Verdickung des Körper-Epithels (*2*) und Anhäufung von Mesoderm (*3*). Vergrößerung 600-fach. (Nach C. B. Davenport 1891)

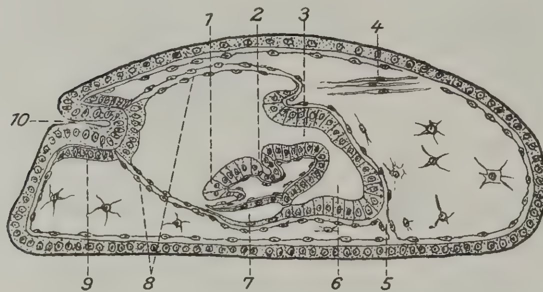


Figur 406.

Über den Ursprung der äußeren (mesodermalen) Knospenschicht gehen die Angaben und Anschauungen auseinander. Es liegen 2 Möglichkeiten vor. In dem einen Fall könnte das Knospen-Mesoderm aus der vorhandenen Somatopleura oder aus Amöbozyten entstehen. Denkbar wäre es, daß die Proliferations-Zone als chemotaktisch wirksamer Attraktionspunkt auf freie Mesenchym-Zellen wirkt. Nun will C. Römer (1906) *bei Alcyonidium mytili* J. G. Dalyell das Auswandern von Zellen aus dem ektodermalen Körper-Epithel in das Zölom des knospenden Zooids und deren Umwandlung in Mesenchym-Zellen beobachtet haben. Die Richtigkeit dieses Befundes glaubte A. Herwig (1913) bestätigen zu können (Figur 405, 406). Wenn dem so ist, würde das dafür sprechen, daß die Proliferations-Zone embryonale Zellen mit pluripotenten Differenzierungs-Fähigkeiten besäße. Die Beurteilung dieser Vorgänge bei der Entstehung der Knospen hat im Hinblick auf die Keimblätterlehre eine weitgehende Diskussion in der Literatur mit sich gebracht. Eine Erörterung und eine Stellungsnahme zu diesen Fragen würde aber über den Rahmen dieses Beitrages hinausgehen. Auch scheint dieser grundsätzlich wichtige Vorgang doch noch nicht endgültig und überzeugend belegt.

Der peritoneale Überzug der Knospen-Anlage liefert die Muskulatur, Gonaden und Amöbozyten.

Im Fortgang der Knospung kommt es alsbald zur Bildung des Organkomplexes eines Zoids. Diese leitet sich im Fonde des primären Knospenbläschens mit einer faltenartigen Einstülpung ein. Damit ist die 2-teilige Entstehung des Darmrohres angebahnt. Aus der einen Bucht geht der Ösophagus und Magen hervor, aus der anderen das Rectum. In der Verbindungsbrücke dieser beiden getrennten Darm-Abschnitte entsteht eine Einsenkung des Epithels als Anlage für das Zerebralganglion. Schon jetzt ist der bilaterale Bauplan der Knospe ersichtlich. Rechts und links an der Knospen-Anlage bildet die Leibeswand eine Falte als erste Vorstufe für den künftigen Lophophor und für die Tentakel. Die erwähnte Falte umschließt weiterhin kreisförmig den Mund und dadurch wird die Form der



Figur 407.

Figur 407. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius: *Medianschnitt durch einen jungen Zoiden.* (*1*) Anlage eines Tentakels; (*2*) Invagination des Körper-Epithels zur Bildung des Zerebralganglions; (*3*) Pharynx; (*4*) Retraktor; (*5*) Funiculus; (*6*) Magen; (*7*) Rectum; (*8*) Tentakel-Scheide; (*9*) Mesoderm-Zellen, aus welchen die Parieto-vaginal-Muskulatur hervorgeht; (*10*) Einstülpung der künftigen Mündung. (Nach H. Prouho 1892)

Tentakel-Krone als ein geschlossener Ring bestimmt. In der Folge verbinden sich die getrennten Anlagen des Darmrohres und differenzieren sich in die einzelnen Darm-Abschnitte. Damit ist die Schleifenform des Darmes hergestellt, wobei Mund und After in geringem Abstand voneinander liegen. Die dünne Haut, welche die mehr oder weniger fertig ausgebildete Darmschleife mit der Leibeswand des Mutterzoids der Knospe verbindet, ist die Tentakel-Scheide (Figur 407, 408).

Mit der Herausbildung des Organ-Komplexes des Zoids und der Einbeziehung eines zugehörigen Leibeswand-Abschnittes geht eine Abgrenzung vom Muttertier durch ein Septum einher und damit gewinnt die durch Knospung entstandene Organisation ihre Selbständigkeit als Bryozoen-Individualität.

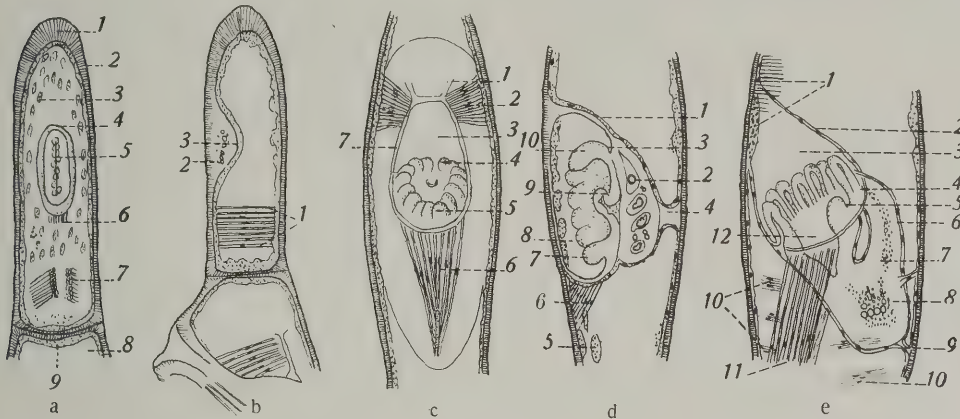
Bei den einzelnen Unterordnungen der Stelmatopoda haben sich in der Art der Knospung Besonderheiten herausgebildet. Einige markante Fälle sollen im folgenden kurz besprochen werden.

In dieser Beziehung sind *die Cyclostomata* dadurch bemerkenswert, daß in der Basalplatte der Ancestrula nach F. Borg (1926) eine 1te Knospe entsteht, die als Gemeinschaftsknospe den Ursprung für alle Zoiden der Kolonie gibt. Diese Mutterknospe spaltet nämlich fortlaufend Teile ab, aus welchen neue Zoide hervorgehen. Selbiger Vorgang könnte als eine Parallelerscheinung zur Vermehrung durch die früher besprochene embryonale Teilung angesehen werden.

Innerhalb der Cheilostomata gibt es Beispiele, für die eigentümlich ist, daß Seitenwände für mehrere Zoide gebildet werden und dem Entstehen der Querwände vorwegeilen. Auch kann an mehreren Knospen-Auswüchsen durch Verschmelzung ein Zoid entstehen. Ein sehr anschauliches Schema *der Knospung von krustenbildenden Cheilostomata* hat E. Marcus (1926 Seite 43 Figur 26) veröffentlicht.

Hier soll besonders auf die Einrichtung hingewiesen werden, daß in degenerierenden Zoiden neue Ersatz-Darmschleifen durch Knospung entstehen. Auf diesem Wege können die proximalen alternden Teile einer Kolonie wieder aktiv werden.

Stoloniale Knospung. — Da die als Stolonen bezeichneten Heterozoiden eine komplette Leibeswand besitzen, sind sie zur Erzeugung von Knospen befähigt. Die Bildung stolonialer Knospen kommt neben der Knospung an Autozoiden *bei allen 3 Unterordnungen der Stelmatopoda* vor. Die stoloniale Knospung beeinflußt insofern die Form der Kolonie in einer charakteristischen Weise, als



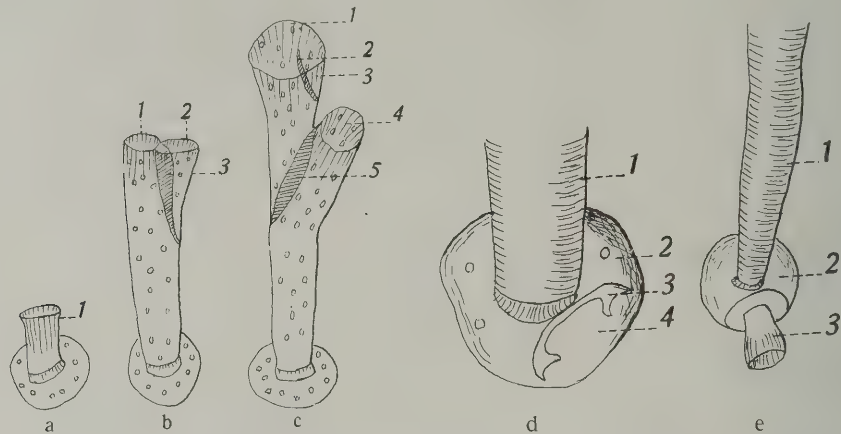
Figur 408. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Paludicella articulata* Chr. G. Ehrenberg: *Zoid-Knospung.* — ***a*** Frontalansicht eines Zweig-Endes. (*1*) Kutikula; (*2*) ektodermales Körper-Epithel; (*3*) Mesenchym-Zellen; (*4*) Anlage der Parieto-vaginal-Muskeln; (*5*) Dotter in der Darm-Anlage; (*6*) Anlage des Retraktors; (*7*) hintere Portion des Parieto-vaginal-Muskels; (*8*) Mutter-Zoid; (*9*) Septum. — ***b*** ungefähr dasselbe Stadium in Seitenansicht. (*1*) hintere Portion des Parieto-vaginal-Muskels; (*2*) Dotter in der Darm-Anlage; (*3*) Einsenkung für die Anlage des Darmes. — ***c*** Frontalansicht eines älteren Stadiums. (*1*) Parieto-vaginal-Bänder; (*2*) Parieto-vaginal-Muskel; (*3*) Atrium; (*4*) Anlagen der Tentakel an einer Falte der Leibeswand auf der analen Seite; (*5*) das gleiche an der oralen Seite; (*6*) Retraktor; (*7*) Tentakel-Scheide. — ***d*** Seitenansicht. (*1*) Tentakel-Scheide; (*2*) Dotter in der Darm-Anlage; (*3*) After; (*4*) Funiculus; (*5*) Somatopleura; (*6*) Retraktor; (*7*) orale Tentakel; (*8*) Mund-Bucht; (*9*) Stelle für die Entstehung des Zerebralganglions; (*10*) analseitige Tentakel. — ***e*** ein noch älteres Stadium in Seitenansicht. (*1*) Parietovaginal-Muskel; (*2*) Tentakel-Scheide; (*3*) Atrium; (*4*) After; (*5*) Bildungsstelle des Zerebralganglions; (*6*) Enddarm; (*7*) Pylorus; (*8*) Coecum des Magens; (*9*) Funiculus; (*10*) Parietal-Muskeln; (*11*) Retraktor; (*12*) Oralschlauch. (Nach F. Braem 1890)

der Stolo auf dem Substrat meist festgekittet ist und beim Wachstum auf diesem weiterkriecht, während die von ihm aus entstehenden Tochter-Individuen in den Wasserraum hineinragen.

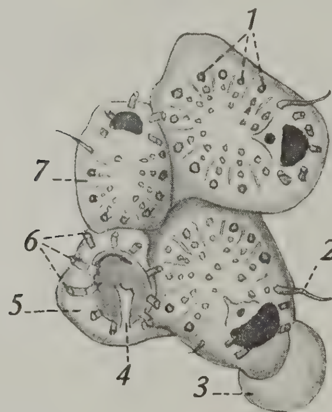
Knospen und Form der Kolonie. — Die Gestalt einer Stelmatopoden-Kolonie wird durch verschiedene Faktoren bestimmt. In den Kreis dieser gehören vor allem die Bildungspotenzen der Ancestrula zur Erzeugung von Auto- und Kenozoiden. Die unter diesen Gesichtspunkt fallenden Kräfte sind innere, durch den Erbgang bedingte. Dazu kommen aber noch Faktoren der Umwelt (Milieufaktoren), deren Erfassung dadurch schwierig ist, daß sie meist nicht einzeln, sondern in Kombination auf *die Stelmatopoden-Organisation* einwirken.

Knospung der Ancestrula. — Von der Ancestrula, unter welcher Bezeichnung man das aus der Metamorphose hervorgehende 1te Zoid, das Primärzoid, versteht, war schon im Abschnitt der Entwickelungsgeschichte die Rede. Der Ausdruck und Begriff Ancestrula wurde von J. Jullien (1888 Seite 27) zuerst begründet und von S. F. Harmer (1903) genauer definiert (Figur 409 bis 411).

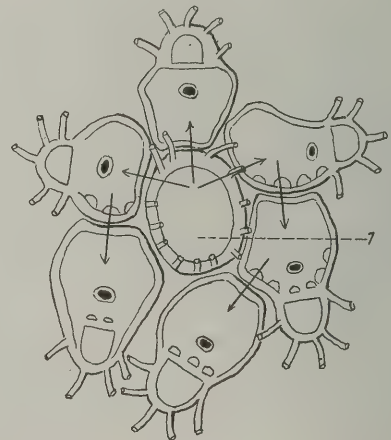
Der Knospungsvorgang im Primär-Individuum wird mit der Anlage der Leibeswand des künftigen Zoids an der Analseite des Darmes eingeleitet.



Figur 409. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cyclostomata). — *Knospung der Ancestrula.* ***a*** bis ***c***: *Crisia eburnea* C. von Linné; ***a*** an der Ancestrula lassen sich die primäre Haft-Scheibe und (*1*) das Primär-Zoid unterscheiden; ***b*** (*1*) Primär-Zoid; (*2*) Scheide-Wand zu (*3*) Tochter-Zoid; ***c*** (*1*) Mutter-Zoid; (*2*) Scheide-Wand für die 2te Knospe (*3*); (*4*) 1tes Knospen-Individuum; (*5*) seine Scheide-Wand. Vergrößerung 68-fach. — ***d*** *Crisiella producta* F. A. Smitt. (*1*) Primär-Zoid; (*2*) primäre Haft-Scheibe; (*3*) Scheide-Wand vor der Bildung eines (*4*) Rhyzoids. Vergrößerung 205-fach. — ***e*** *Crisia eburnea* C. von Linné. (*1*) Primär-Zoid; (*2*) Haft-Scheibe; (*3*) Rhyzoid, welches an dieser knospt. Vergrößerung 87-fach. (Nach F. Borg 1926)



Figur 410.



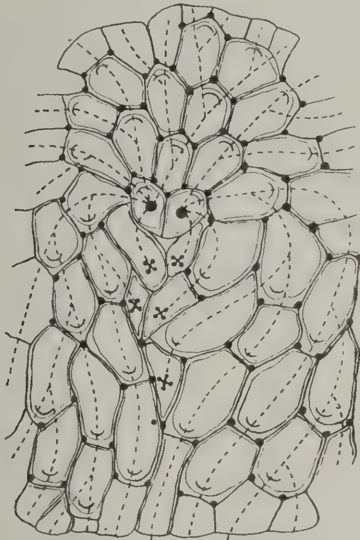
Figur 411.

Figur 410. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Cribrilina radiata* J. P. C. Moll: *Ancestrula und ihre Knospen-Folge.* (*1*) Papillen, welche Rand-Dornen entsprechen; (*2*) langer Rand-Dorn; (*3*) Ooecium; (*4*) ein skutumartiger Rand-Dorn des Primär-Zoids; (*5*) Primär-Zoid; (*6*) Rand-Dornen; (*7*) 1tes Tochter-Zoid. Man beachte die Verschiedenheit der äußeren Form der 4 Zoide und daß bei den Tochter-Zoiden die Rand-Dornen in den für *die Cribrilinidae* charakteristische verkalkte Frontalschild umgewandelt sind. Die Öffnung hinter der Apertur ist der Ascoporus. Vergrößerung 90-fach. (Nach S. F. Harmer 1903)

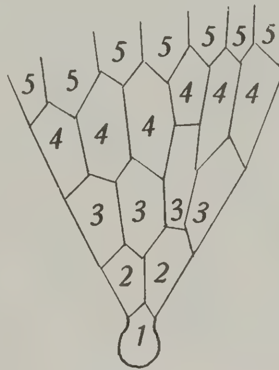
Figur 411. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Microporella malusii* J. V. Audouin: *Knospen-Folge der Ancestrula* (*1*), durch Pfeile kenntlich gemacht. (Nach E. Marcus 1926)

Dann erst entsteht die zugehörige Darmschleife. Schließlich bewirken auftretende Quer- und Längssepten eine räumliche Abgrenzung des aus der Knospe gebildeten Tochterzoids.

Mit der Frage, inwiefern *die Form der Stelmatopoden-Kolonie* durch die Bildung von Knospen beeinflußt wird, steht die Ancestrula insofern im Zusammenhang, als sie im Vergleich mit einem Zooid mit besonderen Bildungskräften ausgestattet ist. Aus ihr gehen nämlich mehrere, das heißt gewöhnlich 3 Zoide hervor. Außerdem liefert sie für die aus ihr entstehende Kolonie entweder eine Basalscheibe, die *für die Cyclostomata* sehr charakteristisch ist, oder Rhizoide, also neben Autozoide auch Kenozoide.



Figur 412.



Figur 413.

Figur 413. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Membranipora membranacea* C. von Linné: *ein lehrreicher Fall für die Auswirkung der Knospen-Folge aus 2 nebeneinander angesiedelten Ancestrulae* (durch schwarze Punkte markiert). Wie die gestrichelten Linien anzeigen, gingen aus jedem Primär-Zoid zunächst 5 Tochter-Zoide hervor. Dann treffen sich aber in der Mitte die Knospen-Generationen, behindern sich und bilden darmlos bleibende Zoide (+). Der Kampf um die Substratfläche kommt durch die verschiedene Form der Zoide zum Ausdruck. Erst am Rande können sie die typische oblonge Gestalt annehmen. Vergrößerung 20-fach. (Nach P. H. Friedl 1925)

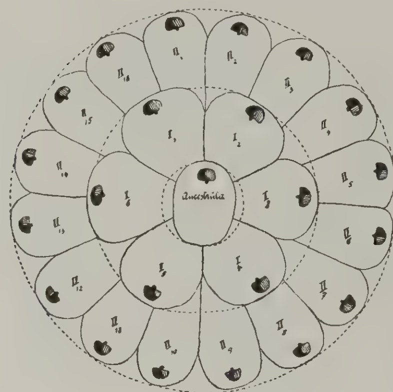
Figur 413. Vermes oligomera: Bryozoa (Cyclostomata). — *Tubulipora phalangea* R. Q. Couch: *Diagramm der Knospen-Folge aus der Ancestrula* (*1*), welches die Abweichung vom theoretisch angenommenen Normalschema aufzeigt. Vergrößerung 77-fach. (Nach F. Borg 1926)

Hier sei die kurze Besprechung einer bemerkenswerten Erscheinung eingeschaltet. Als Regel gilt, daß eine Knospe immer die Tradition der Art als Autozoid fortsetzt. Von besonderem Interesse ist jedoch die Feststellung, daß die äußere Form des Primärzoids häufig von jener der aus ihr hervorgehenden Autozoide abweicht und weiter, daß die Gestalt des Primärzoids mit den Formmerkmalen *anderer Arten* weitgehend übereinstimmt. Diese auffällige Tatsache wurde in dem Sinne gedeutet, daß die Ancestrula stammesgeschichtliche Zusammenhänge zwischen verschiedenen Stelmatopoden-Gruppen aufzeigen kann. Um dies an einem Beispiel zu demonstrieren, besitzt die in Figur 411 abgebildete Ancestrula von *Microporella malusii* J. V. Audouin die typische Form von Autozoiden *der Gattung Membranipora.* F. A. Smitt (1868) beschrieb bereits dieselbe Bildung als »*Tata-Form*« *der Cheilostomata.* Erklärend sei eingeschaltet, daß sich der Name »*Tata*« von einer von P. J. van Beneden (1845) als *Tata rugosa* beschriebenen jungen Kolonie einer *Membranipora* ableitet.

Knospung am Autozoid. — Zum Unterschied von der Ancestrula erzeugt jedes Autozoid immer nur 1 oder 2 Knospen, und zwar an der Analseite des Darmes.

Für das Zustandekommen *der arttypischen Gestalt einer Stelmatopoden-Kolonie* in ihrer Abhängigkeit vom Schema der Knospung des Autozoids lassen sich folgende Gesichtspunkte aufstellen.

In vermutlich ursprünglicher Weise bewirkt die Knospung eine fortschreitende Dichotomie, indem jedes Zoid 2 Knospen als Grundlage für 2 Tochter-Zoiden erzeugt. Dieses Bauprinzip läßt in klarer Weise das Beispiel von *Membranipora crustulenta* P. S. Pallas erkennen (Figur 532). Das Prinzip der Dichotomie führt zur Divergenz der Teile am wachsenden Rand der Kolonie. Auf Grund dieses Bauplanes der Kolonie können *bestimmte Gattungen oder Arten* krustenartig das Substrat überziehen oder auch als blattartige Bildungen in den Wasserraum hineinragen.



Figur 414. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Schizoporella sanguinea* A. M. Norman: *Entstehung des Zoariums aus der Ancestrula.* Schema. Aus 6 Knospen der Ancestrula entstehen zunächst 6 Tochter-Zoide (innerer Kreis) und indem jedes dieser 2 Knospen erzeugt 16 Enkel-Zoide (äußerer Kreis). Ergebnis 1 Ancestrula + 22 Zoide. (Nach P. H. Friedl 1925)

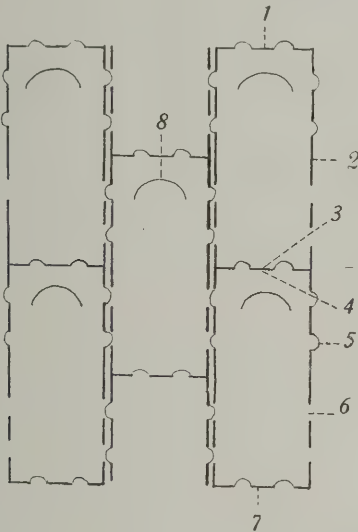
Das Wachsen einer Kolonie nach diesem idealen Schema kann aber in der freien Natur durch verschiedene äußere Faktoren, wie durch Unebenheiten des Substrates, durch Verletzungen und anderes mehr, gestört werden. Als Belege für solche Fälle mögen die Figuren 412 und 413 dienen, in welchen die Sukzessionen der Zoide durch Linien und Ziffern kenntlich gemacht ist.

Abweichend von dem oben geschilderten Typus der Dichotomie ist das Verhalten dann, wenn die Ancestrula eine größere Zahl von Knospen erzeugt, was eine Anordnung der Zoiden-Generationen in Kreisen mit einem gemeinsamen Mittelpunkt im Primär-Individuum zur Folge hat. Dieser Modus ist *vielen krustenbildenden Formen* eigen (Figur 414).

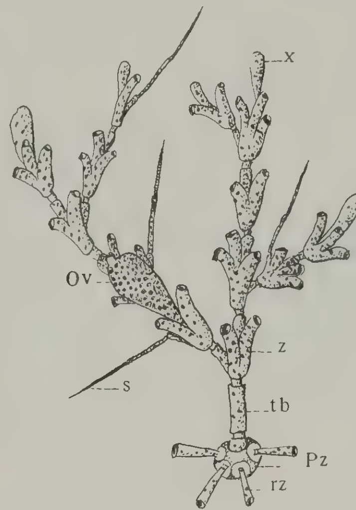
Die Form der Kolonie wird ferner bestimmt durch die Lage der Knospen im Autozoid. Es gibt verschiedene Möglichkeiten, *die die Mannigfaltigkeit der Form von Stelmatopoden-Kolonien* bedingen. Die Analyse derselben auf ihre Ursächlichkeit ist eine reizvolle Aufgabe. Auf Grund der Lage der Knospe an der Leibeswand gibt es eine kettenartige Aufeinanderfolge der Zoide in einfacher Reihe (Figur 510, 517, 528) oder die Kettenglieder bestehen aus 2 oder mehreren längsseitig miteinander verbundenen Individuen, die in einer Front oder im Verband zueinander stehen (Figur 529, 543). Bei der mosaikartigen Anordnung sind die Seitenwände der Nachbarzoiden miteinander verschmolzen. Aber auch die Wachstumsrichtung der Knospe ist mitbestimmend für die Architektur der Kolonie. Der häufigste und typische Modus ist der, daß die Knospe zu ihrer Entfaltung in den Raum außerhalb des Zoids strebt (Knospung nach außen). Auf diese Weise nimmt die Kolonie an Umfang zu, mit einem Wort, sie wächst. Das Knospenwachstum erfolgt aber unter Umständen in die Leibeshöhle des Zoids hinein

(Knospung nach innen), was dann zur Verdrängung und Degeneration der vorhandenen Darmschleife führt.

Bemerkenswert sind Formen von Kolonien, die bei Mosaik-Anordnung der Zoide als gefaltete, blattartige und siebartig durchbrochene Zoarien in den Wasserraum hineinwachsen. Dafür liefern *die Reteporidae* F. Imperato Beispiele. Im Falle von *Palmicellaria paralletata* A. Waters sind es nicht Kenozoide, welche die Zoid-Reihen leiter-



Figur 415 ***A***. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Schema der Zoid-Anordnung nach dem Prinzip des Quincunx, auch Verband genannt.* (*1*) Distalwand; (*2*) Lateralwand; (*3*) Proximalwand; (*4*) Distalwand; (*5*) Poren-Platte; (*6*) Loch, dem eine Poren-Platte des Nachbar-Zoids entspricht; (*7*) Distalwand; (*8*) Deckel der Apertur. (Nach L. Silén 1938)



Figur 415 ***B***. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cyclostomata). — *Crisia eburnea* C. von Linné: *Zur Erläuterung der Knospungsformel.* (*Ov*) Ooecium; (*Pz*) Primär-Zoid (Ancestrula); (*rz*) Rhizoid; (*s*) Stachel; (*tb*) Basaltubus; (*x*) terminale Knospen-Zone; (*z*) Zoid. (Nach E. Marcus 1926)

artig verbinden, sondern einfache Auswüchse der Zoiden. Bemerkenswert ist ferner die Schrauben-Form der Stöcke *bei der fossilen Archimedes worthenii* J. Hall (Figur 511 ***C***). Auch *die Ctenostomata* zeigen vielfach eine spirale Anordnung der Individuen. Zu dem vorliegenden Thema mögen als Beleg die Abbildungen des Abschnittes Klassifikation dienen.

Bei krustenförmigem Bryarium kann durch die Lokalisation der Knospen die Anordnung der Zooide im sogenannten Verbande durchgeführt sein, der darin besteht, daß die benachbarten Reihen um eine halbe Länge eines Zoids gegeneinander verschoben sind. Für diese Form des Mosaiks ist der Ausdruck »Quincunx« eingeführt. Vermutlich wird auf diesem Wege die Fläche und der Wasserraum durch die Tentakel-Kronen besser ausgenutzt (Figur 415).

Für die Cyclostomata mit ihrer durch Heteromorphosen vielgestaltig gemachten Architektur der Kolonie sind Formeln zur Erleichterung der Determination aufgestellt worden. Nach E. Marcus (1926) lautet *die Formel für Crisia*:

$$(\mathrm{Pz}, 4\mathrm{rz}) + (\mathrm{tb}) + 2, {}_1\mathrm{r}) + (3, \mathrm{r}_1) + (2, \mathrm{s}_2) + (3, {}_2\mathrm{r}, \mathrm{x})$$

$$(2, \mathrm{x})$$

$$(3, {}_1\mathrm{s}) + (3, \mathrm{x})$$

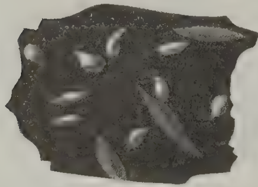
$$(2, {}_1\mathrm{s}, \mathrm{Ov}, 3, \mathrm{s}_2) + (2, \mathrm{r}_2) + (3, \mathrm{x})$$

$$(3, \mathrm{s}_2) + (1, \mathrm{s}_1, \mathrm{x})$$

Zur Erläuterung dient die Figur 415 ***B*** und die zugehörige Erklärung der Buchstaben und Ziffern.

Knospung am Stolo. — Der röhrenförmige Stolo *der Stelmatopoda* geht aus einem Autozoid bei Nichtausbildung oder Verlust des Darmes hervor; auch fehlt hier die Apertur. Somit besteht der Stolo nur aus der Leibeswand, die sich aus den 2 typischen Zellschichten des ektodermalen Körper-Epithels und aus dem somatischen Mesoderm aufbaut. Damit ist die Möglichkeit und Fähigkeit der Bildung von Knospen gegeben.

Durch thygmotaktische Reize von seiten des Substrates kann *in bestimmten Gattungen und Arten* der Stolo an dieses gebunden sein und auf ihm durch Spitzenwachstum weiterkriechen. Die dann aus den Stolonen-Knospen hervorgehenden Autozoide wachsen unter dem Einfluß des negativen Geotropismus in den Wasserraum hinein. In anderen Fällen können sich Teile des Stolo von der Unterlage emanzipieren und losgelöst vom Substrat weiterwachsen. Je nach der Anordnung der Stolonen-Knospen haben sich gestaltlich *recht verschiedene Stelmatopoden-Formen* herausgebildet.



Figur 416. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Paludicella articulata* Chr. G. Ehrenberg: *Hibernacula auf dem Substrat haftend.* Vergrößerung 2-fach. (Nach K. Kraepelin 1887)

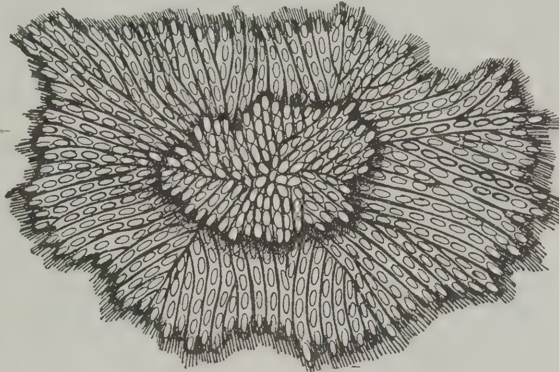
Winterknospen oder Hibernacula. — In Anpassung an die Lebensverhältnisse im Süßwasser erzeugen *Paludicella* und *Victorella* (*Ctenostomata*) im Herbst stoloniale Knospen, welche in durch Kalkeinlagerungen verstärkten Chitinhüllen eingeschlossen sind. Sie haften als spindelförmige, gelbe oder braune Körper am Substrat und enthalten in der Entwickelung schon sehr vorgeschrittene Knospen. Im Frühjahr wird die Hülle vom jungen Zoid gesprengt, ähnlich wie dies bei den Statoblasten *der Lophopoden* der Fall ist (Figur 416).

Knospung und Individuen-Zahl. — Bei Betrachtung einer handtellergroßen *Stelmatopoden-Kolonie* kann man schon mit unbewaffnetem Auge die große Zahl von Zoiden erfassen und wird von der bedeutenden Leistung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Knospung beeindruckt. So eine individuenreiche Bryozoen-Kolonie ist das Ergebnis aus dem Zusammenwirken einerseits des Erbgutes der Ancestrula, durch welches die Erfüllung eines morphologischen und funktionellen Ganzheitsplanes in jedem der vielen Tochter-Individuen vorgesehen ist, und anderseits der Umwelt, welche das Bau- und Betriebs-Material in der Form der Nahrung zur Durchführung eben dieser vitalen Einheit eines Bryozoen-Stockes liefert. H. Friedl (1925) hat die Leistungsgröße der Knospung *bei marinen Bryozoen* experimentell im Hafen von Rovigno (Istria, Italia) geprüft. Dabei kam er zu dem Befunde, daß, um ein Beispiel herauszugreifen, bei *Schizoporella sanguinea* A. M. Norman eine Kolonie von etwa 12 Zentimeter Durchmesser und 11385 Millimeter Fläche aus rund 38000 Zoiden besteht, die alle aus einem einzigen Primär-Individuum in ungefähr 5 Monaten hervorgegangen waren. Im Durchschnitt würden also pro Tag 250 Individuen gezeugt worden sein.

Abänderungen der Wachstums-Form. — Das artspezifische Wachstum erleidet *nicht selten bei den Stelmatopoda* durch innere und äußere Ursachen Störungen. Auf diese Weise kann die Form im ganzen und im einzelnen mehr oder weniger abgeändert werden. Selbst Bildungen wie Ooecien und Gonozoiden, können die typische Gestalt einer Kolonie beeinflussen. Bemerkenswert ist auch die Rückumwandlung von Kenozoiden in Autozoide. An Rand-Zonen krusten-

oder blattförmiger Kolonien kann eine Verstärkung durch darmlos gewordene Individuen, also durch Kenozoide bewirkt werden. Dort, wo Teile einer Kolonie durch Wachstumsvorgänge oder aus Raummangel miteinander in Berührung kommen, treten durch Kontaktreiz ausgelöste Konkretionen ein (Figur 412).

Die Beschaffenheit der Kolonie wird ferner beeinflußt durch das Absterben von altgewordenen Zoiden unter Bildung von braunen Körpern. Um so überraschender sind Befunde, daß in solchen der Degeneration unterworfenen Teilen eine Reaktivierung durch Bildung von Knospen und aus diesen von Zoiden wieder erfolgen kann. H. Friedl (1925) hat diesen Verjüngungsvorgang genauer verfolgt. Die Voraussetzung dafür ist, daß an einer Stelle die Leibeswand erhalten geblieben ist, damit eine Knospe gebildet werden kann. Diese verhält sich dann der Sukzession ihrer Tochterknospe gegenüber wie eine Ancestrula. Auf solche Weise kann ein krustenförmiger Bryozoen-Stock mehrschichtig werden (Figur 417).



Figur 417. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Schizoporella sanguinea* A. M. Norman. *Die 2-Schichtigkeit dieser Kolonie* ist damit zu erklären, daß im Zentrum des primären Zoariums eine Knospe aus der Fläche desselben heraustritt und dann wie ein Primärzoid als ein Vermehrungs-Zentrum für ein neues sekundäres Zoarium in Erscheinung tritt. Zu beachten ist im Anfang die konzentrische Anordnung der Zoide, die später von einer radiären abgelöst wird. (Nach P. E. Friedl 1925)

Außerdem ist *bei den Stelmatopoda* unverkennbar die Reaktion auf Einflüsse der Umwelt, wie solche sind die Temperatur, der Salzgehalt, die Bewegtheit oder die Ruhe des Wassers, die Menge der Nahrung und anderes mehr. Einen lehrreichen Kontrast zu lebensfrischen Kolonien aus dem Freileben bieten Kümmerformen nach Haltung in Aquarien in Auswirkung unnatürlicher Lebensbedingungen. An solchen Befunden läßt sich die große Plastizität und Reaktionsfähigkeit auf innere und äußere Kräfte und eine Schmiegsamkeit an die Veränderlichkeit äußerer Lebensbedingungen erkennen. Die Folge dieser Abänderungen ist ein Pendeln jener Eigenschaften, die zur Abgrenzung und Unterscheidung von Arten und Gattungen herangezogen werden.

Bemerkenswert ist im Sinne von Konvergenzerscheinungen die Ähnlichkeit der Form von Bryozoen-Kolonien verschiedener Unterordnungen und Gattungen untereinander und auch mit Algen-Formen.

Degeneration. — Die Degeneration von Zoiden in der Gänze oder nur des Darmes ist *bei den Stelmatopoda* eine häufige Erscheinung. Für das Zustandekommen solcher Vorgänge werden Ursachen verschiedener Art angenommen. Sie können innere, im Bryozoen-Körper gelegene sein oder von der Außenwelt aus wirken. Degeneration

Die Degeneration der Darmschleife tritt regelmäßig in den basalen Partien *älterer Kolonien* ein und erstreckt sich oft auf ansehnliche Teile derselben. Dieser Vorgang leitet sich damit ein, daß die Tentakel-Krone eingezogen bleibt und der

Darm die Tätigkeit der Verdauung einstellt. Das Absterben der Darmschleife wird durch Vergiftung mit Exkreten, welche sich als physiologischer Vorgang im Darm-Epithel anhäufen, herbeigeführt. Auf diese Weise entstehen die »braunen Körper«, die als Ersatz für mangelnde Exkretions-Organe der Entgiftung der Kolonie dienen. Die verödeten, dunkelbraunen und zu einer rundlichen Masse geschrumpften Darmschleifen bestehen aus zerfallenen Zellen und aus Exkretkörnchen. Das Ganze ist durch eine Hülle platter Peritonealzellen abgekapselt. O. Römer (1916) hat die mit der Bildung von braunen Körpern einhergehenden histologischen Veränderungen studiert und dargestellt.

Eine vollkommene Verkümmerung der Organisation eines Zoids kann auch durch einen größeren Defekt in der Zystidwand verursacht werden. Die zerfallenden Gewebe werden dann durch Phagozytose abgebaut, so daß das Baumaterial dem Stock nicht verlorengeht. Eine Regeneration unterbleibt aber dann meist.

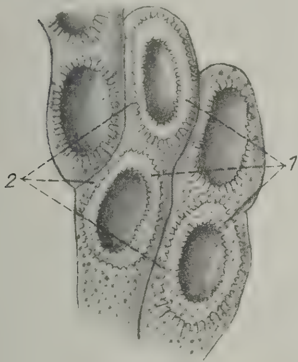
In das Leben und Sterben einer Stelmatopoden-Kolonie greift der Abfall der Temperatur und die Abnahme der Nahrung insofern bestimmend ein, als diese Faktoren der Außenwelt in den gemäßigten und nördlichen Breiten regelmäßig nach Abschluß der Vegetations-Periode einsetzen und zu einem vollständigen Absterben oder zu einer Verkleinerung des Stockes durch die Degeneration eines Teiles der Zoide führen. Das Eingehen in diesen winterlichen Ruhezustand auf Grund von Degenerationsvorgängen wird als Einziehen einer Kolonie bezeichnet. Im Winter sehen daher Bryozoen-Stöcke meist beschädigt, schlapp und hinfällig aus.

Regeneration

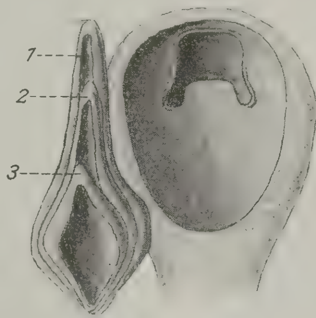
Regeneration. — *Wie die meisten festsitzenden Tiere* besitzen auch *die Stelmatopoda* die Fähigkeit der Regeneration, jedoch in einer für diesen Tier-Typus eigentümlichen Ausbildung. *Bei den meisten Tier-Klassen* erfolgt die Reparatur von Wunden oder der Ersatz verlorengegangener Körperteile an Ort und Stelle des Defektes durch eine Proliferations-Zone. Dieser Modus der Restitution tritt bei den Bryozoen nur andeutungsweise in Erscheinung, denn regenerativer Ersatz wird bei ihnen fast ausschließlich auf dem Umwege über die Bildung einer Knospe bewirkt. Vermutlich ist dieser Modus durch die starre Beschaffenheit der Leibeswand infolge des Besitzes eines Außenskelettes bedingt. Schon ein rasch einsetzender, solider Wundverschluß, wie er *bei anderen Tier-Gruppen* durch Kontraktion der Leibeswand-Muskulatur automatisch eintritt, ist im vorliegenden Falle *nur bei wenigen Arten* zu beobachten. Hier beherrscht vielmehr das Prinzip der Knospenbildung, die nicht allein im Dienste der ungeschlechtlichen Vermehrung steht, den Lebensplan *der Bryozoen* in einem viel größeren Umfange *als in anderen Tier-Klassen.* Denn selbst bei den Entwickelungs-Vorgängen im Anschluß an die geschlechtliche Fortpflanzung werden die urtümlichen Vorgänge der Metamorphose der Larve in einem bestimmten Stadium abgebrochen und der Ganzheitsplan durch Einschaltung der Bildung einer Knospe durchgeführt.

Es wird ein Unterschied zwischen einer totalen und partiellen Regeneration gemacht. Im ersteren Falle handelt es sich um die Neubildung sowohl von Leibeswand wie vom Darm, im 2ten Fall um die Regeneration nur der Darmschleife. Ebenso wie degenerative Prozesse kann auch die Regeneration vom Organismus selbst oder durch äußere Faktoren eingeleitet werden.

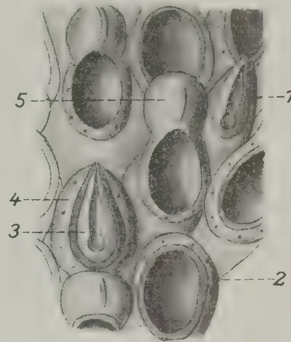
Für das Verständnis, zu welchen Ergebnissen die Regeneration *bei den marinen Bryozoen* führen kann, sei folgendes erwähnt. Angenommen ist der Fall, daß eine Bryozoen-Kolonie durch bewegtes Wasser oder durch freilebende Tiere, also in beiden Fällen durch Kräfte der Umwelt eine Läsion an einem oder mehreren Zoiden davonträgt. Dann wird fast immer auf eine regenerative Ausbesserung des Schadens der Organisation verzichtet und die demolierten Gewebe werden durch Phagozytose abgebaut. Ist jedoch ein Teil der Leibeswand in ihrer Schichtenfolge erhalten geblieben, führt der Verletzungsreiz an dieser zur Bildung einer Knospe. Bei Nichterfüllung dieser Vorbedingungen kann aber auch von einem Nachbarzoid aus eine Knospe zur Ausfüllung der Lücke gebildet werden. Eine Läsionsstelle kann auch durch eine neugebildete Scheidewand abgeklammert werden.



Figur 418.



Figur 419.



Figur 420.

Figur 418. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Membranipora lacroixii* G. Busk: *Regeneration von Zoiden.* (*1*) Regenerat; (*2*) der degenerierte Mutter-Zoid. Durch den Vorgang der inneren Knospung bleibt die Einschachtelung und die Anordnung der Zoide ungestört. (Nach G. M. R. Levinsen 1907)

Figur 419. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Rhagasostoma galeatum* Hag: *Regenerat eines Avikulars.* (*1*) Mutter-Kenozoid; (*2*) Tochter-Kenozoid; (*3*) Enkel-Kenozoid, die einer in den anderen eingeschachtelt sind. (Nach G. M. R. Levinsen 1907)

Figur 420. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Membranipora carinata* G. M. R. Levinsen: *Regeneration.* (*1*) vikariierendes Avikular; (*2*) Zoid mit eingeschachteltem Regenerat; (*3*) Avikular als Regenerat eines Autozoids (*4*); (*5*) Ooecium. (Nach G. M. R. Levinsen 1907)

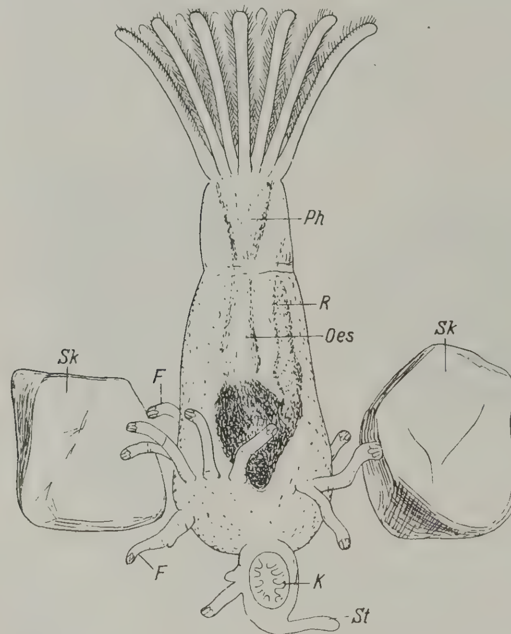
Im Sinne eines die Ausbildung einer Knospe bestimmenden äußeren Faktors spielt der Raum eine Rolle. Ist zum Beispiel eine die Regeneration besorgende Knospe durch ein Zoid in ihrer Entwickelung behindert, dann unterbleibt die Ausbildung der Darmschleife. Auf diese Weise entsteht ein Schaltzoid von der Beschaffenheit eines Kenozoids. Aus dem gleichen Grunde kann auch ein Avicular gebildet werden.

Bemerkenswert ist ferner, daß sich der Vorgang der Bildung einer Knospe im selben Zoid 1- oder 2-mal wiederholen kann. Das hat zur Folge, daß in ein Mutterzoid ein Tochterzoid und sogar in letzteres ein Tochterzoid 2ter Generation eingeschachtelt ist. Ein solcher Befund ist sehr auffällig, er ist aber kein Paradoxon, sondern erklärt sich damit, daß die Tochterknospe nicht den Außenweltraum in der Nachbarschaft des Mutterzoids zu seiner Entfaltung ausgenützt hat, sondern sich in letzteren breit machte und dadurch die Darmschleife desselben zur Zurückbildung zwang. Solche bemerkenswerte, im Bildungsvorgang atypische Fälle haben G. M. R. Levinsen (1907) und P. Buchner (1918) aufgefunden und beschrieben

(Figur 418 bis 420). Die in der Bryozoen-Literatur vielfach versteckt liegenden Bemerkungen über das Thema Regeneration hat E. Marcus (1926 Seite 47) gesammelt und besprochen.

ANHANG

Monobryozoon ambulans n. g. n. s. A. Remane. — A. Remane (1936, 1938) hat Sand des Ufergebietes und Seichtwassers der Nord- und Ostsee als einen bisher unbeachtet gebliebenen Lebensraum für kleine Lebensformen (Turbellarien, Rotatorien, Gastrotrichen, Archanneliden) durch seine Forschungen erschlossen. Eine Fülle interessanter Kleintiere ist dadurch bekannt geworden. Unter diesen ist besonders bemerkenswert die Entdeckung von *Monobryozoon im Gebiet von Helgoland* deshalb, weil es sich um ein solitäres Bryozoon handelt. Damit ist die Anschauung durchbrochen, daß die Bryozoen durchaus koloniebildende Tiere sind. *Im Anhang an die Stelmatopoda* soll deshalb durch eine kurze Beschreibung die Aufmerksamkeit der Interessenten auf diese merkwürdige Moostier-Form gelenkt werden.



Figur 421. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Monobryozoon ambulans* A. Remane. (*Ph*) Pharynx; (*R*) Rectum; (*Oes.*) Ösophagus; (*Sk*) Sandkorn; (*K*) Knospe; (*St*) Stolo prolifer; (*F*) Haft- und Schreit-Fortsatz. Vergrößerung 90-fach. (Nach A. Remane 1936)

Diese Tiere erreichen nur eine Länge von 2 Millimetern, offenbar in Anpassung an den kärglichen Raum zwischen den Sandkörnern des Meeresgrundes. Ihr entfalteter Tentakel-Apparat mit 13 bis 14 bewimperten Tentakeln mißt etwas mehr als $^1/_3$ der Körperlänge. Der sackförmige Hinterleib ist ein wenig blasig aufgetrieben. Die Tiere sind farblos und durchsichtig. Die Apertur des Metasomas wird von einer seichten Ringfalte begrenzt, in deren Epithel-Zellen Konkretionen abgelagert werden. Durch den Besitz eines Collares erweist sich diese Bryozoen-Form als *zu den Ctenostomata gehörend*. Die innere Organisation stimmt mit dem Normalbau der Bryozoen überein (Figur 421).

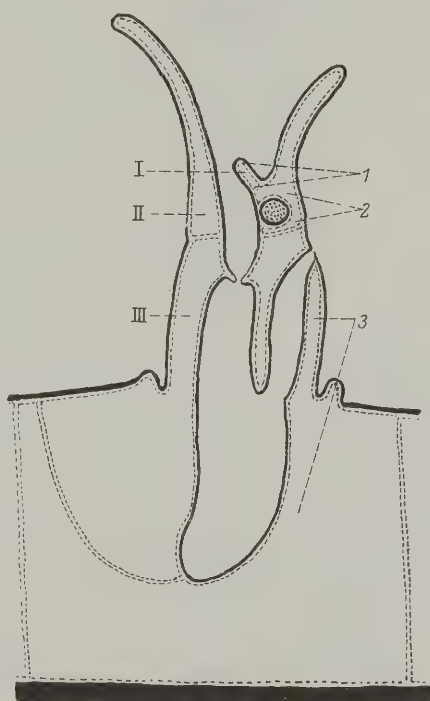
Zu den Besonderheiten des Monobryozoon gehört der Besitz eines Kranzes von schlauchförmigen Fortsätzen am Hinterende, mit welchen sich die Tiere an Sandkörnchen festheften, aber auch schiebend fortbewegen können. Außerdem kommt den Füßchen die Fähigkeit zu, in sich Knospen zu erzeugen. Die Knospenbildung leitet sich mit Dickerwerden der Basis des Schlauches ein, auch ist dann ein Anhäufen von granulierten Zellen bemerkbar. In späteren Stadien läßt sich die Bildung der Tentakel-Krone als ein Kranz kleiner Höcker erkennen. Die Füßchen stellen daher in bezug auf die Knospenbildung abgegrenzte Stücke der Leibeswand ähnlich einem Stolo dar. In einem Falle wurde auch als

sackförmiger Anhang eines aktiven Tieres *ein degeneriertes Individuum* beobachtet. Dieser Fall würde dafür sprechen, daß eine Tendenz für die Bildung der Kolonie zwar besteht, aber eingeschränkt ist. Weiter ist von Interesse der Befund, daß sich dieses Bryozoon enzystieren kann. An den zur Verfügung gestandenen Exemplaren waren Geschlechtsdrüsen nicht entwickelt gewesen. Indessen wurden von der biologischen Anstalt auf Helgoland *Monobryozoon* in größerer Zahl gesammelt, wodurch erst eine genauere Untersuchung ermöglicht wird.

Die Lophopoda

Körperbau der Unterordnung der Lophopoda. — Das Element einer Lophopoden-Kolonie ist auch wieder das Einzelindividuum, Zoid oder Zooecium oder Zelle genannt. Die Grundlagen des Baues bildet die 3-Gliedrigkeit des Körpers eines Zoids. Bau

Der Vorderkörper, das Prosoma, ist ein wenig hervortretender Körperteil. Repräsentiert ist hier der Vorderkörper durch eine Mundklappe, das Epistom, und durch das Gebiet, aus welchem das Zerebralganglion hervorgegangen ist. Das Epistom ist die eigentliche Körperspitze und kann dem Acron *der Articulata* verglichen werden. Die Mund-Öffnung liegt hinter dem Epistom und daher subterminal. Es läßt sich annehmen, daß hier sowie *bei den Stelmatopoda* eine Kopf-Region nur angedeutet ist (Figur 422).



Figur 422. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Schema der Regionen des Körpers der Lophopoda.* (*I, II, III*) bedeuten die Zölom-Kammern, welche die Grundlage für die Regionen des Körpers der Vermes oligomera, nämlich für einen Vorder-, Mittel- und Hinter-Körper (*1, 2, 3*) darstellen. Den Lophopoda ist eigentümlich, daß die Zölom-Kammer (*I*) nur andeutungsweise vorhanden ist und daß ein Vorderkörper als zugehöriger Abschnitt wenig ausgebildet erscheint und nur durch das Epistom vertreten ist. (Original)

Der Mittelkörper, das Mesosoma, hat eine geringe Längenausdehnung und besitzt als Attribut eine verhältnismäßig große Tentakel-Krone, deren Tentakel auf armartigen Ausziehungen des Körpers, den Lophophor-Armen, in Hufeisen-Form angeordnet sind. Der Abschnitt des Körpers, welcher die Tentakel-Krone trägt, wird als Lophophor bezeichnet. Er enthält einen Hohlraum, den Lophophor-Kanal, vom morphologischen Werte einer paarigen Zölom-Kammer. Als Scheidewand zwischen dem Mesosoma und dem anschließenden Metasoma funktioniert ein Septum, Diaphragma genannt.

Der Hinterleib, das Metasoma, ist langgestreckt, wurmförmig oder sackförmig. Dadurch, daß hier der U-förmig gebogene Darm und die Geschlechts-Organe geborgen sind, ist das Metasoma der voluminöseste der 3 Körper-Abschnitte.

Seine Leibeshöhle entspricht einem 2ten, dem hinteren Paar von Zölom-Kammern. An der Grenze zwischen Meso- und Metasoma liegt der After, somit dem Munde angenähert. Die Leibeswand scheidet auch bei den Lophopoda ein kutikulares, chitiniges oder gallertiges Außenskelett aus.

Für den Darm samt Tentakel-Krone hat sich auch bei den Lophopoda die Bezeichnung Polypid und für die Leibeswand der Ausdruck Zystid eingebürgert. Warum in dieser Darstellung vom Gebrauch dieser beiden, keine Geltungsberechtigung besitzenden Termini Abstand genommen wird, wurde Seite 275 begründet.

Wird ein einzelnes Individuum vom Standpunkt der Funktion betrachtet, so treten 2 Eigentümlichkeiten als charakteristisch hervor, nämlich, daß der Hinterkörper mit der Unterlage (Substrat) verkittet ist und daß die Tentakel-Krone zum Schutze in den Hinterleib zurückgezogen werden kann. Dies wird durch die Ausbildung eines halsartig verschmächtigten Teiles des Metasomas — die Bezeichnung Hals ist hierfür durchaus berechtigt — möglich gemacht, indem die Leibeswand desselben dünnhäutig und geschmeidig ist.

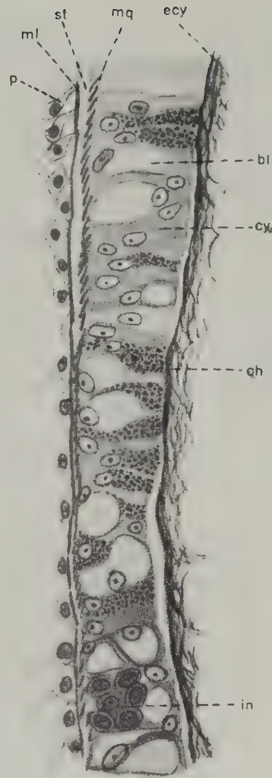
Die Lophopoda, die durchaus Bewohner des Süßwassers sind, zeigen im ganzen keine sehr reiche Formen-Entwickelung. Infolgedessen ist ihre Aufspaltung in Gattungen und Arten eine geringe.

Leibeswand. Die Leibeswand setzt sich zusammen aus dem ektodermalen Körper-Epithel, das an seiner freien Fläche eine chitinige oder gallertige Schicht ausscheidet und aus einem mesodermalen Anteil, aus dem die Leibeswand-Muskulatur, die Gonaden und das somatische Peritoneum hervorgeht. G. J. Allman (1856) hatte für die kutikulare Schutzschicht die Bezeichnung Ektozyste und für den zelligen Anteil der Körperwand den Terminus Endozyste eingeführt. Beide Ausdrücke sind auch heute noch in Brauch, aber in der vorliegenden Bearbeitung nicht verwendet.

Das Körper-Epithel hat die Eigenschaften eines 1-schichtigen, gemischten Zellverbandes von Epithelcharakter, das sich in einem wechselnden Verhältnis je nach der Gattung und der Körper-Region aus Zylinder-Zellen und sogenannten Blasen-Zellen zusammensetzt. In der Flächenansicht bilden die Zylinder-Zellen ein Mosaik von Polygonen. Die Zylinder-Zellen sind die Bildner des kutikularen Außenskelettes. In den Blasen-Zellen erblickt E. Marcus (1934) Zellen, welche Fett erzeugen und in sich speichern. Außerdem finden sich im Epithel noch Nester von indifferenten Zellen, aus welchen nach der Annahme des genannten Forschers die Zylinder- und Blasen-Zellen hervorgehen. An den Orten der Knospenbildung liefern indifferente Zellen mit embryonalen Eigenschaften und Potenzen im Zusammenwirken mit mesodermalen Zellen das Material für Knospen. Nach K. Kraepelin (1887, Seite 8) sind im Gebiet der Zoidmündung *bei Pectinatella magnifica* Leidy Hautdrüsen entwickelt, die ein weißliches und schmieriges Sekret liefern, dessen Bedeutung aber unbekannt ist (Figur 423, 424).

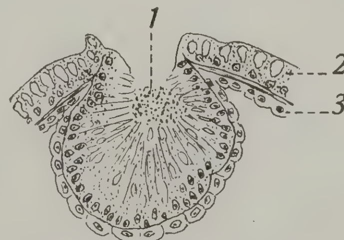
Außenskelett. Auch der Körper *der Lophopoda* ist durch ein Außenskelett geschützt. Seiner Beschaffenheit nach ist es entweder Chitin, das aber niemals verkalkt, oder es ist gallertiger Natur. Die Matrix ist in beiden Fällen das Körper-Epithel. *Je nach der Gattung* hat das Außenskelett eine verschiedene Beschaffenheit, Stärke und Form. In der Mehrzahl der Fälle herrscht Röhrengestalt der Einzel-Individuen vor (*Plumatella* Lamarck). Man kann dann einfach von Wohn-

röhren sprechen. Durch Verschmelzung der Zoide kann auch das Zoarium sackförmig sein (*Cristatella* Cuvier). Die Substanz des Außenskelettes kann farblos und durchsichtig bleiben, wie bei *Plumatella punctata* Hancock oder bei *Lophopus* Dumortier. In anderen Fällen bedeckt sich die Oberfläche der Chitinröhre mit einem braunen Niederschlag von Detritus, von aufgelösten Fäzes, von Diatomeen-Schalen oder Sandkörnchen; dann erhält der Stock einen gesättigt braunen Farbton. Mit zunehmendem Alter bräunt sich die Chitinsubstanz selbst. Die Wohnröhre von *Plumatella emarginata* Allman ist dadurch bemerkenswert, daß sich bei dieser Art und verwandten Varietäten von einer 3-eckigen Ausnehmung des Röhren-Randes beginnend entlang der Röhre ein schmales, helles Band erstreckt, in dessen Verlauf die Chitinschicht verdünnt und hyalin bleibt. Infolge dieser Beschaffenheit werden bei Kontraktion der Ringmuskulatur der Leibeswand die Röhrenwände längs dieses verdünnten Streifens einander genähert und mit dem Effekt, daß hierdurch der Binnendruck in der Leibeshöhle stärker erhöht wird, als dies bei einer durchaus starren Röhre möglich wäre. Besagte Einrichtung scheint jedoch keine konstante Erscheinung zu sein. Bei *Petinatella* Leidy wird an Stelle der Chitinkutikula eine mehrere Zentimeter dicke Gallertschicht ausgeschieden. *Cristatella* Cuvier, die sich auf der Unterlage gleitend fortbewegt, erhält das nötige Schmiermittel für die Kriechsohle durch Sekrete der Zylinder-Zellen an der Körperoberfläche. Daher kommt es bei dieser Form zur Ausbildung einer nur dünnen Kutikula.



Figur 423. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). – *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Schnitt durch die Leibeswand.* (*ecy*) Kutikula; (*bl*) Blasen-Zellen, deren Inhalt gespeichertes Fett ist, sie gehen aus Zylinder-Zellen (*cy*) hervor; (*ch*) Chitin sezernierende Zellen; (*in*) indifferente Zellen; (*p*) Somatopleura; (*ml*) Längsmuskel-Fasern; (*st*) Stütz-Membran; (*mq*) Ringmuskel-Fasern. Vergrößerung 320-fach. (Nach E. Marcus 1934)

Eine von K. Kraepelin (1887, Seite 34) ausgeführte chemische Untersuchung der Gallerthülle von *Pectinatella* Leidy hatte folgende Resultate ergeben. Die durchscheinende, hyaline Masse ist von dünnen Membranen durchsetzt und zeichnet sich durch einen sehr hohen Gehalt an Wasser aus. Auch erwies sie sich als der Fäulnis leicht unterworfen. Der Wassergehalt betrug 99,7 Prozent, der Gesamttrockenrückstand 0,3 Prozent. Die ausgepreßte Masse enthielt 89,23 Prozent Wasser, 0,88 Prozent Mineralbestandteile und 9,89 Prozent organische Substanzen. Von diesen waren löslich in Salzsäure 2,64 Prozent und in Kalilauge (Albuminate) 6,00 Prozent. Der Chitingehalt machte



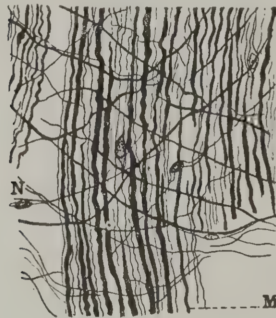
Figur 424. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). – *Pectinatella magnifica* J. Leidy: *Schnitt durch die Leibeswand an der Zoid-Mündung. Hautdrüse, die ein weißliches Sekret absondert.* (*1*) Drüsen-Sekret; (*2*) ektodermales Körper-Epithel; (*3*) Somatopleura. Vergrößerung 350-fach. (Nach K. Kraepelin 1887)

1,25 Prozent aus. Von den Lophopoden mit Chitinröhren, wie beispielsweise *Plumatella* Lamarck, scheint das Chitin abgestorbener Kolonien während des Winters vermutlich durch die Tätigkeit von Bakterien abgebaut zu werden, denn im Frühjahr findet man nur noch Reste zugrunde gegangener Bryozoen-Stöcke. Der Abbau des Chitins und seine Überführung in eine lösliche Form ist eine interessante und wichtige Frage der Hydrobiologie.

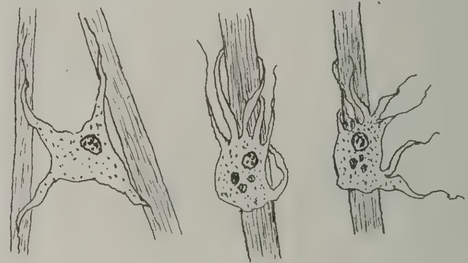
Leibeswand-muskulatur

Die somatische Muskulatur setzt sich aus einer äußeren Ring- und einer inneren Längsmuskelschicht zusammen. *Je nach Gattung und der Körper-Region* ist die Muskularis überhaupt verschieden stark entwickelt und dies betrifft auch jede der beiden Komponenten für sich. In der Tentakel-Scheide sind nur die Längsmuskelfasern ausgebildet (Figur 423).

Die Muskel-Elemente von glattem Typus haben die Form von schmalen Bändern, die in der Längsmuskelschicht vielfach untereinander anastomosieren. Ihre ovalen Kerne liegen dem Muskelband an. Mit Hilfe von Methylenblau läßt sich die Muskulatur am lebenden Objekte unschwer zur Darstellung bringen (Figur 425).



Figur 425.



Figur 426.

Figur 425. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Lophopodella carteri* A. Hyatt: *Muskulatur der Leibes-Wand.* (*N*) Kern der Muskel-Zelle; (*m*) Muskel-Faser. Vergrößerung 450-fach. (Nach M. D. Rogick 1937)

Figur 426. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Cristatella mucedo* G. Cuvier: *Amöbozyten, die an Muskelfasern haften.* Vergrößerung 250-fach. (Nach dem Leben, Original)

Zwischen den beiden Muskelschichten befindet sich eine strukturlose Stützmembran, welche nach der Ansicht von E. Marcus (1934, Seite 536) eine mesodermale Bildung ist (Figur 423).

Somato-pleura

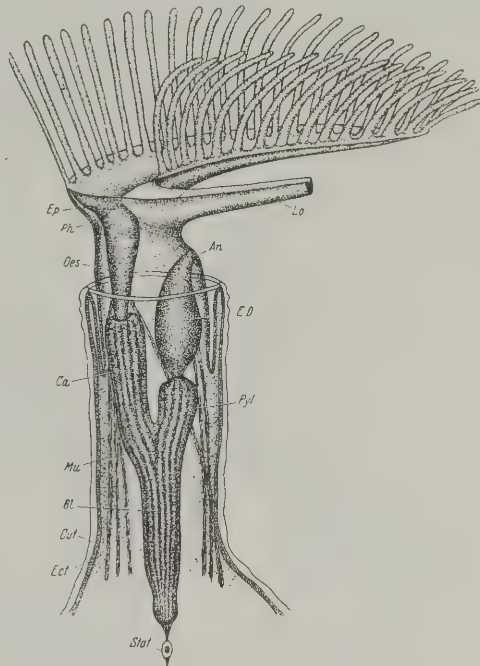
Somatisches Peritoneum. Die innerste Schicht der Leibeswand wird von der ihrem Ursprung nach mesodermalen Somatopleura gebildet. Sie begrenzt direkt die zölomatische Leibeshöhle. Am lebenden Objekt zeigt diese Schicht eine unregelmäßige Begrenzungslinie im Zusammenhang damit, daß das Peritonealepithel sehr plastisch ist. Nach der histologischen Nomenklatur könnte es als Platten-Epithel bezeichnet werden. Aber die Zell-Elemente haben nicht eigentlich eine planparallele Gestalt, da der zentral gelegene Kern eine Vorwölbung gegen die Leibeshöhle bewirkt. Die Zellen stoßen ohne deutliche Zellgrenzen aneinander; mitunter stehen sie auch distant. Von besonderer physiologischer Bedeutung ist, daß diese Zellen in bestimmten Partien der Leibeshöhle mit Wimpern versehen sind, durch deren Zilienschlag die Zölomflüssigkeit in Bewegung versetzt wird.

Nur bei Pectinatella Leidy und *Lophopus* Dumortier wurde die Somatopleura an den Seitenpartien der Leibeswand in der Form eines Zylinder-Epithels gefunden.

Im Leben sind nicht selten Amoebocyten zu beobachten, die auf der Fläche des Peritonealgewebes adhärieren oder sich träge auf demselben bewegen (Figur 426). Es wird angenommen, daß sie aus losgelösten Peritonealzellen hervorgehen.

Mündung des Zoids

Wenn die Tentakel-Krone ausgestreckt und entfaltet ist, bildet die Leibeswand zwischen der Mündungs-Zone, der Apertur des Zoids und der Basis der Tentakel-Krone, eine halsartige Verschmächtigung, den Hals des Hinterleibes. In dieser Ausdehnung wird die Leibeswand als Tentakel-Scheide oder Kamptoderm bezeichnet. Sie ist hier im Zusammenhang mit dem Mechanismus der Evagination und Invagination des Tentakel-Apparates dünn und besitzt in diesem Zusammenhange nur eine sehr zarte Kutikula. Im übrigen baut sie sich aber aus den gleichen Epithel-Schichten wie die Körperwand des eigentlichen Hinterkörpers auf. Die Muskularis ist in diesem Gebiete stärker entwickelt. An der Mündung des Zoids bildet die Körperwand eine Ringfalte, die Duplikatur, die bei eingezogener Tentakel-Krone mit Hilfe eines besonderen Muskel-Apparates den Abschluß nach außen bewirkt (Figur 427). Bemerkenswert ist auch, daß das Epithel der Mündungs-Zone zur exkretorischen Ausscheidung befähigt ist (Figur 438).



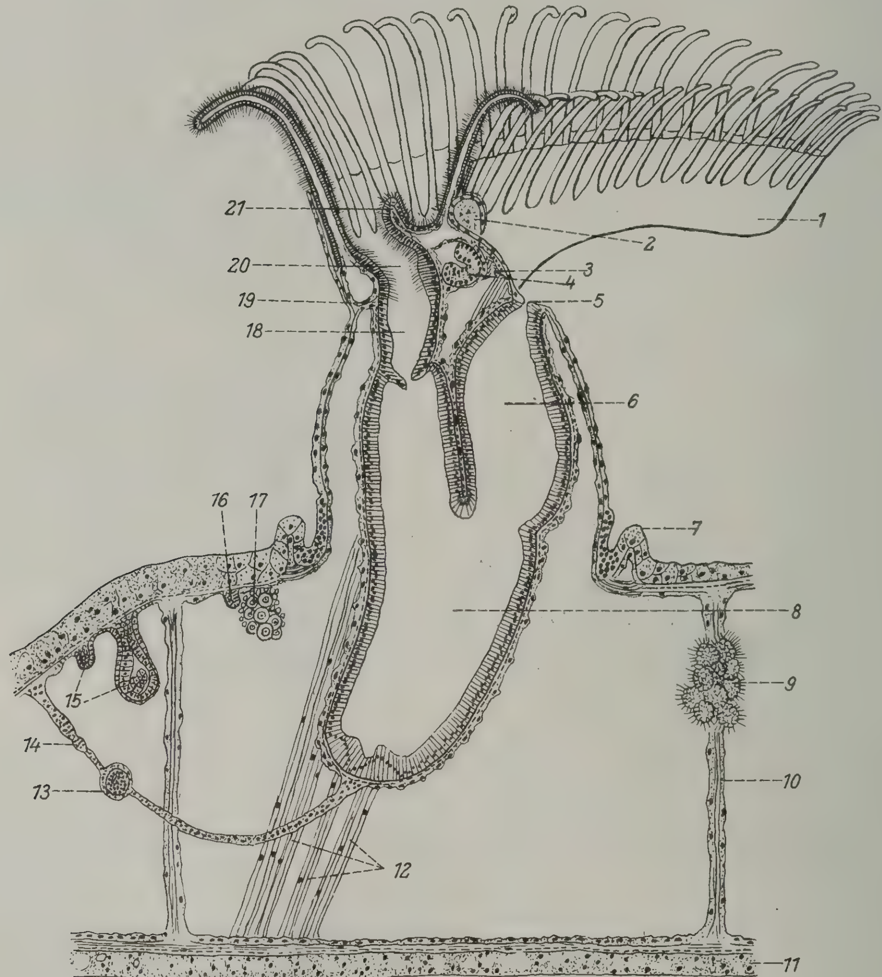
Figur 427. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella* J. B. P. de Lamarck: *Schema.* (*Lo*) Lophophor, die Tentakel sind entfernt gedacht; (*An*) After; (*Ed*) Enddarm; (*Pyl*) Pylorus-Region des Magens; (*Stat*) Statoblast; (*Ect*) Körper-Epithel; (*Cut.*) Kutikula; (*Bl*) Blind-Sack des Magens; (*Mu*) Retraktoren; (*Ca*) Cardia-Region des Magens; (*Oes.*) Ösophagus; (*Ph*) Pharynx; (*Ep*) Epistom. (Nach G. Becker 1937)

Tentakel-Apparat

Die Tentakel-Krone der Lophopoda ist durchschnittlich groß und gewinnt dadurch ein charakteristisches Aussehen, daß der Lophophor — *mit Ausnahme der Gattung Fredericella* Gervais — in 2 Arme, die Lophophor-Arme, ausgezogen erscheint. Wenn dank dieser Form der Tentakel-Krone die Zahl der Tentakel größer sein kann als bei einer kreisförmigen Anordnung, etwa wie *bei den Stelmatopoda*, muß die Entstehung der Lophophor-Arme ursächlich mit der notwendig gewordenen Vermehrung der Tentakel in Zusammenhang gebracht werden. Gute Lehrbeispiele für diese Zusammenhänge sind *die Gattungen Cristatella* Cuvier und *Fredericella* Gervais. Erstgenannte Gattung besitzt 2 weit ausladende Lophophor-Arme, auf welchen in der Form eines Hufeisens angeordnet etwa 90 Tentakel zu zählen sind. Das Gegenstück dazu liefert *Fredericella* Gervais ohne Lophophor-Arme mit nur 20 Tentakel (Figur 428, 429, 274).

Der Mund liegt im Zentrum der Tentakel. In kurzem Abstand hinter dem Munde und außerhalb des Tentakel-Kranzes befindet sich der After. Die Zuwachsstelle von Tentakel ist an der analen Seite des Mundes in der Mittellinie zu finden.

Die Tentakel sind so in die Lophophor-Arme eingefügt, daß sie nach oben divergieren und jene der inneren Reihen neigen sich gegen die Mitte zusammen und überdachen dadurch das Gebiet des Raumes innerhalb der Lophophor-Arme, das ist der Lophophor-Konkavität. Auf diese Weise ist eine Trennung der Wirk-



Figur 428. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Cristatella mucedo* G. Cuvier: *Medianschnitt durch ein Zoid mit entfalteter Tentakel-Krone.* Schematisiert. (*1*) Lophophor-Arm; (*2*) Nieren-Organ; (*3*) Trichter desselben; (*4*) Zerebralganglion; (*5*) After; (*6*) Rectum; (*7*) Duplikatur an der Mündung; (*8*) Magen; (*9*) Hoden; (*10*) rudimentäres Septum; (*11*) Leibeswand-Epithel, als Kriechfläche funktionierend; (*12*) Retraktor; (*13*) Statoblast; (*14*) Funiculus; (*15*) Knospen; (*16*) Knospe, die zu einem Ooecium wird durch Aufnahme eines Eies; (*17*) Ovarium; (*18*) Ösophagus; (*19*) Diaphragma; (*20*) Pharynx; (*21*) Epistom. (Original)

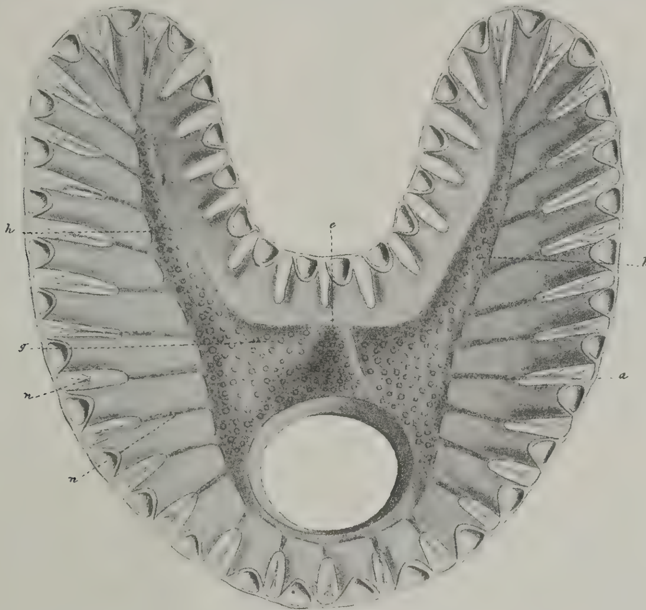
Region des Mundes und des Afters erreicht und verhindert, daß die Fäzes in den Aspirations-Strom, welchen die Bewimperung der Tentakel-Krone hervorruft, hineingerissen werden (Figur 428).

Der einzelne Tentakel besitzt die Form eines Schlauches, dessen Querschnitt einem Trapezoid zu vergleichen ist. Das Epithel der nach außen gekehrten Fläche besitzt starre Tasthärchen, während die 3 anderen von Flimmer-Epithel gebildet sind. Die Wimpern an der dem Munde zugekehrten Fläche zeigen eine lebhafte

Wimper-Aktion, jene der Seitenfläche dagegen sind doppelt so lang, und träge in ihren Bewegungen, eigentlich meist starr.

Aus dem Umstande, daß die Tentakel auf röhrenförmige Ausstülpungen des Mundrandes zurückzuführen sind, ergibt sich, daß sich das Epithel der Tentakel-Außenfläche in das der Tentakel-Scheide (Kamptoderm) fortsetzt, während das Epithel der dem Munde zugekehrten Fläche des Tentakels in das des Ösophagus übergeht.

Intertentakularmembran. An der Basis sind immer 2 benachbarte Tentakel durch eine Epithelfalte, deren Rand bogenförmig verläuft, miteinander Kelch-membran



Figur 429. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Frontalansicht der Tentakel-Krone.* Die Tentakel sind unweit der Basis abgeschnitten. (*a*) Tentakel-Membran; (*e*) Epistom; (*g*) Zerebralganglion; (*h*) Hörner desselben; (*n*) periphere Nerven; (*n'*) Ausbreitung derselben auf die Intertentakular-Membran. Vergrößerung 160-fach. (Nach H. Nitsche 1868)

verbunden. Die Summe dieser schwimmhautartigen Verbindung wird als Kelchmembran bezeichnet. Sie wird von 2 Schichten von platten Zellen gebildet, in welche Sinnes-Zellen eingestreut sind (Figur 429).

Der Querschnitt durch einen Tentakel zeigt, daß er sich aus denselben Schichten aufbaut wie die Leibeswand. Die verschiedene Beschaffenheit der die 4 Flächen bildenden Epithelien ist aus der Figur 430 zu ersehen.

Die Spitze des Tentakels ist von einem feinen Kanal durchbohrt, der die Bedeutung hat, daß durch ihn Leibeshöhlen-Flüssigkeit zur Herabsetzung des Innendruckes entleert werden kann (Figur 431).

Der Darm *der Lophopoda* bildet so *wie der der Stelmatopoda* eine U-förmige Schleife mit einem oralen und einem analen Schenkel. Durch den Mund wird das eine Schleifenende und durch den After das andere bestimmt (Figur 428). Darmtraktus

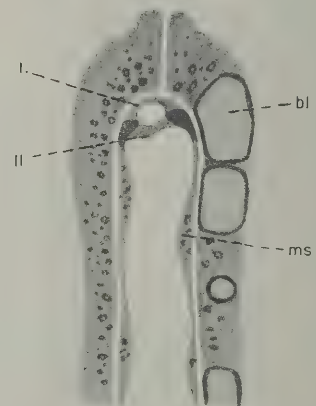
Am Darme lassen sich 4 Abschnitte unterscheiden, nämlich der Pharynx, der Ösophagus als Vorderdarm, der Magen als Mitteldarm und das

Rectum als Enddarm. Der Mund hat Halbmond-Form und ist von dem deckelartigen Epistom von der Analseite her überragt. Ein Teil der Tentakel umstellt direkt den Mund und hat daher bei der Nahrungsgewinnung direkte Beziehung zu ihm. Die übrigen Tentakel bilden 2 Reihen auf jedem Lophophor-Arm. Die herbeigestrudelte Nahrung wird von einer Flimmer-Rinne desselben aufgenommen und zum Munde gebracht, der bei seiner Halbmond-Form in 2 Mundwinkel ausgezogen ist. Die Lophophor- oder Flimmer-Rinnen sind somit Fortsetzungen der Mundwinkel (Figur 429).

Das Epistom, welches als eine Mundklappe funktioniert, ist eine für die Lophopoda charakteristische Bildung. Der von G. J. Allman (1856) kreierte



Figur 430. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Querschnitt eines Tentakels.* (*ms*) Somatopleura; (*bl*) Blasen-Zellen; (*rm*) Längsmuskel-Fasern; (*st*) Stütz-Membran; (*si*) Sinnes-Zelle; (tn_1) medianer Tentakel-Nerv; (tn_2) inneres Tentakel-Nervenpaar; (*tl*) Tentakel-Längsband; (tn_3) äußeres Tentakel-Nervenpaar. Vergrößerung 600-fach. (Nach E. Marcus 1934)



Figur 431. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Längsschnitt durch das distale Ende eines Tentakels mit einem Porus zur Verbindung der Tentakel-Höhle mit der Außenwelt.* (*bl*) Blasen-Zellen; (*ms*) Somatopleura; (*I*) Verschlußstellung der letzteren gegenüber dem Porus, (*II*) in abgehobener Phase. Vergrößerung 400-fach. (Nach E. Marcus 1934)

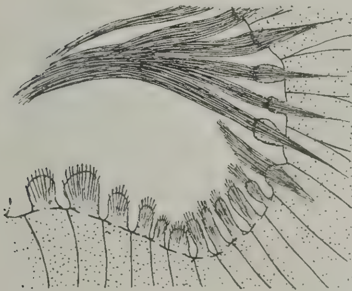
Name Phylactolaemata (Synonym Lophopoda) bezieht sich eben auf das Epistom, *das den Mund bewacht.* Vom anatomischen Standpunkt betrachtet ist es eine Oberlippe und in vergleichend-anatomischer Anschauungsweise wäre es als ein präoraler Körper-Abschnitt, dem Acron der Artikulata vergleichbar, aufzufassen (Figur 428).

Im vorliegenden Falle vertritt es zusammen mit dem Gebiet des Mutterbodens des Zerebralganglions die Körper-Region des Prosomas. Es ließe sich auch die Auffassung vertreten, in dieser Region die Andeutung des Kopfes der Zölomaten zu erblicken.

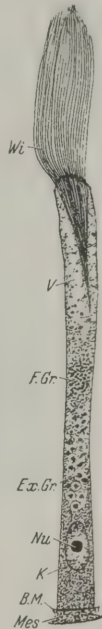
In frontaler Ansicht erscheint das Epistom als eine halbmondförmige Falte, die von der Neuralseite des Mundrandes entspringt und auf diesen zu seinem Verschluß wie ein Deckel oder Ventil paßt. *Bei den einzelnen Gattungen* ist das Epistom verschieden stark ausgebildet. *Plumatella* Lamarck und *Cristatella* Cuvier haben eine große Mundklappe, eine sehr wenig entwickelte dagegen *Lophopus* Dumortier.

Da das Epistom eine Falte an der Grenze zwischen der Tentakel-Krone und dem Pharynx darstellt, ist seine Schichtenfolge dieselbe wie die der Leibeswand.

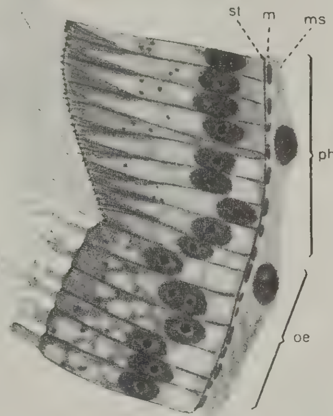
Die ektodermale Epithelschicht an seiner Außenfläche ist eine Fortsetzung des Epithels der oralen Fläche der Tentakel und setzt sich ebenfalls aus kubischen Zellen zusammen. Die Unterfläche stimmt dagegen in ihrem histologischen Charakter mit dem Epithel des Pharynx überein. Die gut ausgebildete Epistomhöhle ist mit mesodermalem Zellenmaterial ausgekleidet. Es ließe sich bezüglich dieses Zellmaterials die Frage aufwerfen, ob es sich dabei etwa um Reste eines ehemaligen prosomatischen Mesoderms handeln könnte. Die Bewegungen des Epistoms werden durch radiär angeordnete Muskelfasern bewirkt, die an seiner Ober- und Unterfläche inserieren.



Figur 432.



Figur 433.



Figur 434.

Figur 432. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Schnitt durch die Grenze des Pharynx und Ösophagus.* Epithel-Zellen mit »Plasma-Keulen« als Differenzierungen der Zell-Enden. Vergrößerung 1500-fach. (Nach G. Becker 1937)

Figur 433. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Epithel-Zelle aus dem Pharynx.* (*BM*) Basalmembran; (*ExGr*) Exkretions-Granula; (*FGr*) fuchsinophile Granula; (*K*) Kern; (*Mes*) Splanchnopleura; (*Nu*) Nucleolus; (*V*) Vakuole; (*Wi*) Wimpern. Vergrößerung 1500-fach. (Nach G. Becker 1937)

Figur 434. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Längsschnitt durch die Grenze von Pharynx und Ösophagus.* Epithel-Zellen mit pseudopodienförmigen freien Enden; (*st*) Stütz-Membran; (*m*) Muscularis; (*ms*) Splanchnopleura; (*ph*) Pharynx; (*oe*) Ösophagus. Vergrößerung 1200- und 1000-fach. (Nach E. Marcus 1934)

Der Pharynx und der Ösophagus stellen zusammen einen kurzen, zylindrischen Abschnitt des oralen Darmschenkels dar und grenzen sich gegen den Magen durch eine Ringfaltenklappe ab. Soweit die epitheliale Auskleidung des Vorderdarmes bewimpert ist, bezeichnet man den an den Mund anschließenden Abschnitt als Pharynx, den restlichen Teil als Ösophagus (Figur 428).

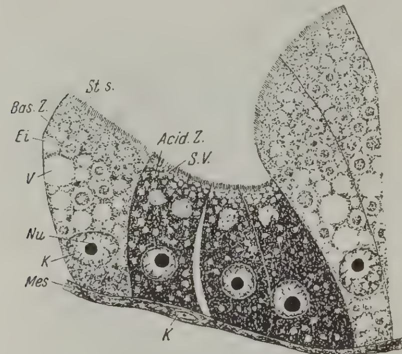
Der Magen kann einem Sack mit 2 Öffnungen verglichen werden. Die eine der Öffnungen dient zur Verbindung mit der Speiseröhre, die andere, ebenfalls mit einer Ringfalte versehene, mit dem Rectum. Die Partie des Magens an der Grenze zum Ösophagus wird als Cardia, die andere an der Grenze des Rectums als Pylorus bezeichnet. Für den blindsackartigen Abschnitt des Magens ist in der Literatur die Bezeichnung Coecum eingeführt. Den 2ten, kürzeren analen

Schenkel des Darmrohres bildet der Enddarm, das Rectum. Der After liegt in der dorsalen Mittellinie etwa unterhalb des Niveaus des Zerebralganglions und des Diaphragmas. Regional gehört daher die After-Öffnung dem Metasoma an.

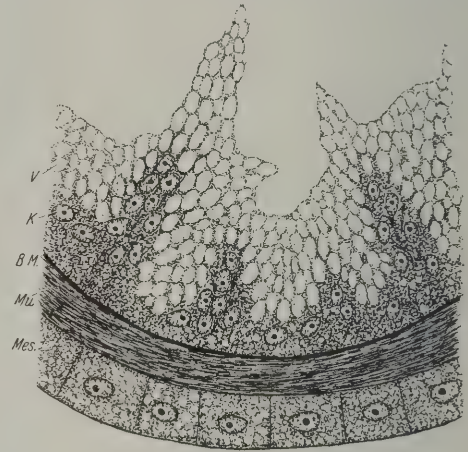
Histologie des Darmes

Die Wand des Darmrohres setzt sich aus dem Darm-Epithel, aus der Muskularis und aus der Splanchnopleura zusammen.

Wertvolle Aufschlüsse aus jüngster Zeit über den Feinbau des Lophopoda-Darmes sind E. Marcus (1934) und G. Becker (1937) zu verdanken. Besonders letztgenanntem Forscher ist es gelungen, durch Färbereaktionen eine genauere Analyse der Plasmabilder zu erzielen.



Figur 435.



Figur 436.

Figur 435. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Cristatella mucedo* G. Cuvier: *Querschnitt durch den Blindsack des Magens.* (*Acid.Z.*) acidophile Zelle; (*Bas.Z.*) basophile Zelle; (*Ei*) Eiweiß-Kugel; (*K*) Kern; (*Mes*) Splanchnopleura; (*Nu*) Nucleolus; (*ST.s.*) Stäbchen-Saum; (*S.V.*) Sekret-Vakuole; (*V*) Vakuole. Vergrößerung 1500-fach. (Nach G. Becker 1937)

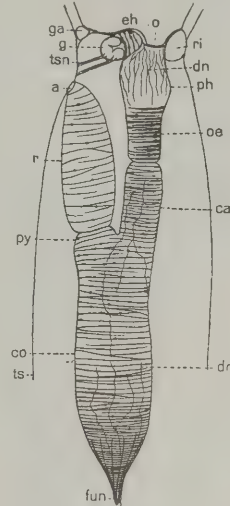
Figur 436. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Cristatella mucedo* G. Cuvier: *Querschnitt durch den Blindsack des Magens.* (*B.M.*) Basalmembran; (*K*) Kern; (*Mes*) Splanchnopleura; (*Mu*) Muscularis; (*V*) Vakuole. Vergrößerung 900-fach. (Nach G. Becker 1937)

Das Epithel des Pharynx ist durch den Besitz langer, kräftiger Wimpern ausgezeichnet und eine scharfe Abgrenzung gegenüber der epithelialen Auskleidung des Ösophagus ist durch den Mangel einer Bewimperung dieses Darm-Abschnittes bewirkt. Die bezüglichen Zellen sind hier dadurch charakterisiert, daß sie an ihrer freien Seite an Stelle von Flimmerhaaren keulenförmige Plasmafortsätze zeigen, von welchen sich kleine Tröpfchen ablösen (Figur 432 bis 434). Bemerkenswert ist die Speicherung von Exkretkörnchen und Fett im Epithel des Vorderdarmes und der gleichzeitig einhergehende Vorgang der Sekretion.

Am lebenden Objekt fällt dem Beobachter eine deutliche Längsstreifung des Magens auf (Figur 427). Diese Erscheinung wird dadurch bewirkt, daß Partien des Epithels, die aus hohen Zellen (Leisten-Zellen) gebildet werden, als Leisten gegen das Darmlumen vorspringen, während sich die dazwischenliegenden Rinnen aus niedrigen Zellen (Furchen-Zellen) aufbauen. Unabhängig von der Höhe der Zellen beziehungsweise ohne Rücksicht auf die Zugehörigkeit zu den Leisten oder Furchen sind in diesem Abschnitt des Magens basophile und azidophile Zellen gemischt. Beide Sorten kommen ungefähr in gleicher Zahl vor. Durch die Funktionsphase dieser Zellen und durch das Alter der Tiere sind gewisse Unterschiede in ihrer Beschaffenheit bedingt. Im übrigen sind aber die genannten Zellen durch besondere Merkmale unterscheidbar. In beiden Fällen ist ein Stäbchensaum vorhanden (Figur 435).

In den basophilen Zellen wurden lange Mitochondrien um den Zellkern gehäuft festgestellt. Das Plasma ist je nach der Funktionsphase von kleinen Vakuolen, deren Inhalt sich azidophil erwies, in verschiedener Lage durchsetzt. Außerdem wurden im Plasma Exkrete und Sekretgranula gefunden. Die azidophilen Zellen sind dagegen von viel zahlreicheren kleinen und großen Vakuolen erfüllt, und die Zellkerne sind kleiner als im Falle der basophilen Zellsorte. Auch die Mitochondrien unterscheiden sich durch die Kleinheit und punktförmige Gestalt. Als Einschlüsse treten auf Eiweiß-, Fett- und Exkret-Granula. Jedoch wäre die chemische Natur dieser Einschlüsse noch zu überprüfen. Die Verdauung erfolgt im Magen auf extrazellulärem Wege.

Ein anderes histologisches Gepräge hat das Epithel des Coecums. Im Zellverband lassen sich dort keine Zellgrenzen nachweisen und infolgedessen liegen die Verhältnisse eines Syncytiums vor. Im Zusammenhang mit den peristaltischen Kontraktionen des Magenblindsackes scheinen die Zellkerne auf Haufen zusammengedrängt zu werden, dabei sind sie von einer Zone dichteren Plasmas umgeben. Die Plasmapartie gegen die freie Fläche des Epithels gewinnt dagegen durch die vielen und großen Vakuolen ein spongiöses Aussehen. Im Inneren des Syncytiums sind selten Fett-, niemals aber Eiweiß-Kugeln, noch rote Granula nach Kardos-Färbung zu finden. Die eigentliche Funktion des Blindsackes ist nicht aufgeklärt. Die basophilen Zellen scheinen hauptsächlich sekretorisch tätig zu sein und die azidophilen dagegen die Resorption und Stoffspeicherung zu besorgen (Figur 435, 436).



Figur 437. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Darm-Traktus, die Muskulatur und Teile des Nerven-Plexus durch Vitalfärbung mit Methylenblau sichtlich gemacht.* (*eh*) Epistom-Höhle; (*o*) Mund; (*ri*) Ring-Kanal; (*dn*) Darm-Nervenplexus; (*ph*) Pharynx; (*oe*) Ösophagus; (*ca*) Cardia; (*fun*) Funiculus; (*co*) Coecum; (*ts*) Tentakel-Scheide; (*py*) Pylorus; (*r*) Rectum; (*a*) Anus; (*tsn*) Tentakel-Scheidennerv; (*g*) Zerebralganglion; (*ga*) Gabel-Kanal. (Nach E. Marcus 1934)

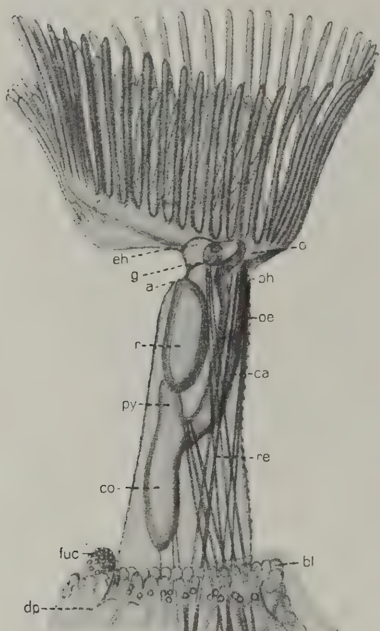
Die Zellen des Epithels des Rectums haben eine gewisse Ähnlichkeit mit den azidophilen des Magens. Ein Stäbchensaum ist bei ihnen immer ausgebildet. Die Mitochondrien sind punkt- bis stäbchenförmig. In den Vakuolen haben die kleinen und großen azidophilen Kugeln Ähnlichkeit mit den Eiweiß-Kügelchen des Epithels des Magens. Bei den größeren Kugeln kann es sich aber auch um Exkretprodukte handeln. Nach F. S. Harmer (1926) ist die Funktion des Rectums vorwiegend eine exkretorische, aber daneben dürften doch auch noch Nahrungsstoffe resorbiert werden.

Für den Darm der Lophopoden ist es charakteristisch, daß er mit Ausnahme des Blindsackes nur eine Ringmuskulatur besitzt. Stärker ist diese im Gebiete des Ösophagus und im Coecum entwickelt. Im letztgenannten Abschnitt sind die Muskel-Elemente nach G. Becker (1937) quergestreift. Hier inserieren auch die Längsmuskelfasern des Funiculus (Figur 437).

Der peritoneale Überzug des Darmrohres stellt eine dünne Plasmaschicht dar mit eingelagerten Kernen. Zellgrenzen sind bisher nicht nachgewiesen worden. Eine Ausnahme von diesem Verhalten macht nur das Coecum mit einem

kubischen Epithel, dessen Zellen auch durch Zellmembranen voneinander geschieden sind (Figur 436).

Eine Stützmembran in Form einer dünnen Basalmembran besitzt das Darm-Epithel in seiner ganzen Ausdehnung. Als eine dickere Schicht tritt sie aber nur am Coecum auf. Wie es scheint, steht das im Zusammenhang mit der hier kräftiger entwickelten Darmmuskulatur, vielleicht als Schutz und Bremse gegenüber der starken Peristaltik in diesem Abschnitt.



Figur 438. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Seitenansicht des evaginierten Darm-Komplexes.* (*O*) Mund; (*ph*) Pharynx; (*oe*) Ösophagus; (*ca*) Cardia; (*re*) Retraktor; (*bl*) Blasen-Zellen; (*dp*) Duplikatur; (*fuc.*) fuchsinophile Körper; (*co*) Coecum; (*py*) Pylorus; (*r*) Rectum; (*a*) Anus; (*g*) Zerebralganglion; (*eh*) Epistom-Höhle. Vergrößerung 40-fach. (Nach E. Marcus 1934)

Befestigung des Darmes. — An der Leibeswand ist der Darm an 3 Stellen befestigt und erscheint dadurch in der Leibeshöhle des Hinterleibes aufgehängt. Die eine Fixierung besteht im Gebiete des Ösophagus durch das Diaphragma, welches morphologisch als ein Septum zwischen der vorderen Zölom-Kammer des Mesosomas, das ist der Lophophor-Kanal, und der hinteren Zölom-Kammer des Metasomas aufzufassen ist. Dort, wo das Rectum im Gebiet des Afters in die Körperwand eingefügt erscheint, ist das Darmrohr an seiner zweiten Stelle befestigt. Drittens ist dann noch die Spitze des Blinddarmes durch den Funiculus mit der Leibeswand in Verbindung gebracht. Doch kommt dem letzterwähnten Strange nicht die Aufgabe einer Aufhängung oder Befestigung des Darmrohres zu. Vielmehr scheint er übermaximale Bewegungsexkurse der Darmschleife bei der Evagination zu hemmen und durch die Kontraktion seiner Muskulatur das Einziehen des Darmtraktus durch die Retraktoren zu ergänzen. Auch bei durchtrenntem Funiculus kann der Darm in die Leibeshöhle eingezogen werden (Figur 428).

Diese eben besprochenen Verhältnisse der Befestigung des Darmes in der Leibeshöhle ermöglichen einen unbehinderten und raschen Ablauf des muskulären Mechanismus der Protrusion und Retrusion der Tentakel-Krone plus Darm (Figur 438).

Der Funiculus wird im frühen Knospen-Stadium von der Splanchnopleura als eine Falte oder als ein Strang angelegt, der mit seinem distalen Ende mit der Leibeswand verwächst. In diesem Stadium besteht er also nur aus Zellen mesodermaler Herkunft. Sein einfacher Bau wird dadurch komplizierter, daß schon im Knospen-Stadium vom Leibeswand-Epithel aus ektodermales Zellenmaterial von embryonalem Charakter in den Funiculus hineinwächst. Dieser Vorgang steht im Zusammenhang mit der späteren Bildung von Dauerknospen (Statoblasten). In vollentwickelten Zoiden enthält der Funiculus auch Längsmuskelfasern, die sich in der Wand des Magenblindsackes ausbreiten. Derartige Differenzierungen des Zoelothels des Metasomas, wie

solche *bei den Stelmatopoda* als Funikulargewebe beschrieben sind, fehlen *den Lophopoda* (Figur 437).

Die geschilderte Aufhängung des Darmes der Bryozoen in ihrer Leibeshöhle entspricht insofern nicht den theoretischen Voraussetzungen für Coelomaten, nach welchen ein dorsoventrales Mesenterium vorhanden sein sollte. Wohl läßt sich annehmen, daß eine solche Fixierung des Darmrohres in der Stammesgeschichte dieser Tiere einmal bestanden haben mag. Für die Betätigung der Evagination und Invagination der Tentakel-Krone und des Darmes wäre jedoch ein sagittales Aufhängeband nur hinderlich. Darin mag also *der Grund für die weitgehende Reduktion der Mesenterien bei den Bryozoen* liegen. Vermutlich erfolgte ihre Zurückbildung parallel zur Ausbildung des bestehenden Bewegungsmechanismus der Moostiere.

Muskulatur

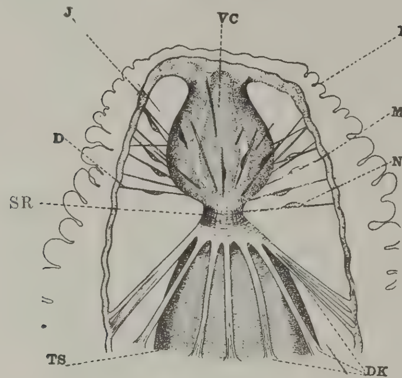
Zum Ausstrecken und Einziehen der Tentakel-Krone und des Darmes arbeiten zusammen die Retraktoren der Darmschleife und die Dilatatoren des Mündungsgebietes. Es handelt sich in beiden Fällen um selbständige Muskeln, die sich von der Leibeswand-Muskulatur freigemacht haben. Die Retraktoren sind mit dem distalen Ende rechts und links am Darm befestigt, mit ihrem proximalen dagegen an der Leibeswand. Es lassen sich an dem großen Rückziehmuskel 3 Portionen unterscheiden. Die 1te inseriert seitlich am Ösophagus, die 2te am Lophophor und die 3te in der Cardia-Region des Magens. Mit den Gegen-Enden sind diese Muskelportionen *je nach der Gattung* an verschieden tief liegenden Stellen der Seitenwand des Körpers oder des Bodens der Kolonie — so bei den Gallert-Formen — angeheftet. Die Angaben, daß die Muskelfasern eine deutliche Querstreifung erkennen lassen (Figur 439), soll nach E. Marcus (1926, Seite 316) darauf beruhen, daß die gebräuchlichen Konservierungsmittel in verschiedener Weise das Strukturbild der Muskelfaser *der Lophopoda* beeinflussen können. Auf Grund der Prüfung der Bewegungs-Muskulatur in polarisiertem Lichte wäre die Muskulatur *der Lophopoda* von glattem Typus.



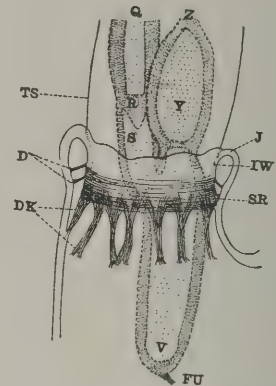
Figur 439. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Fredericella sultana* J. F. Blumenbach: *Quergestreifte Muskel-Fasern des Retraktors.* Winkel, homog. Imm. $^1/_{14}$ ok. 3. (Nach F. Braem 1908)

Komplizierter ist der Muskel-Apparat an der Zoidmündung und der Duplikatur, von welchem M. D. Rogick (1937) jüngst eine lehrreiche Darstellung gegeben hat. Es sei der Zustand mit eingezogenem Darmkomplex zum Ausgang der Betrachtung genommen (Figur 440). In solchem Falle schließt sich an die zusammengezogene Mündung das Vestibulum an. Die Pforte an der Grenze zwischen diesem und der Tentakel-Scheide, dem Kamptoderm, ist durch einen Sphinkter verschlossen gehalten. Alle anderen Muskeln der Mündungs-Zone sind erschlafft. Wenn es zum Vorstrecken der Tentakel-Krone kommen soll, dann muß der kontrahierte Sphinkter erschlaffen. Dagegen kontrahieren sich die radiär angeordneten Muskelfasern zwischen der Leibeswand und der Wand des Vestibulums und ebenso die Summe der Duplikaturbänder. Letztere greifen am distalen Ende der Tentakel-Scheide an, und anderseits sind sie an der Leibeswand angeheftet. In Koordination bei der Tätigkeit der eben genannten Muskeln steht insofern die Leibeswand-Muskulatur, als durch ihre Kontraktionsstellung der Binnendruck

erhöht und dadurch die Darmschleife vorgeschoben und die Tentakel-Krone entfaltet wird (Figur 441).



Figur 440. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Lophopodella carteri* A. Hyatt: *Seitenansicht des Mündungs-Gebietes bei invaginiertem Darm-Komplex.* (*VC*) Vestibulum; (*J*) Kutikula; (*M*) Muskel-Faser; (*N*) Kern; (*DK*) Duplikatur-Bänder; (*TS*) Tentakel-Scheide; (*SR*) Sphinkter; (*D*) Dilatator; (*J*) Leibes-Wand. Vergrößerung 200-fach. (Nach M. D. Rogick 1937)



Figur 441. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Lophopodella carteri* A. Hyatt: *Seitenansicht des Mündungs-Gebietes bei evaginiertem Darm-Komplex.* (*Z*) Anus; (*Y*) Rectum; (*J*) Körper-Wand; (*JW*) Duplikatur; (*SR*) Sphinkter; (*V*) Coecum; (*Fu*) Funiculus; (*DK*) Duplikatur-Bänder; (*D*) Dilatator, kontrahiert; (*TS*) Tentakel-Scheide. Vergrößerung 230-fach. (Nach M. D. Rogick 1937)

Nerven-System

Über den Feinbau des Nerven-Systems liegen aus neuerer und neuester Zeit eingehendere Bearbeitungen von A. Gerwerzhagen (1913), H. Graupner (1930) und E. Marcus (1934) vor. Alle 3 Forscher haben mit Zuhilfenahme moderner Nervenfärbemethoden wertvolle Ergebnisse zur Bereicherung unserer Kenntnisse über das Nerven-System der Lophopoden erzielt.



Figur 442. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Medianschnitt durch das Zerebralganglion.* (*m*) Muskel-Zelle; (*ms*) Peritoneum. Vergrößerung 1200-fach. (Nach E. Marcus 1934)

Das Nerven-System setzt sich zusammen aus dem Zerebralganglion, aus peripheren Nerven und Sinnes-Zellen und aus einem Ganglienzellen-Netz.

Das Zerebralganglion liegt der analen Seite des Ösophagus im Niveau des Diaphragma an, also an der Dorsalseite des Darmes, wenn dieser aus der U-Form zu einem geraden Rohr zurückgebogen gedacht ist (Figur 428). Daher wäre es homolog dem oberen Schlundganglion oder Zerebralganglion anderer Zölomaten zu halten. Es entsteht als eine grubenartige Einstülpung, die sich zu einer Epithelblase schließt, in der Mund-Afterlinie und in kurzem Abstand vom Munde oder vom Epistom (Figur 475, 480, 481). Durch Dickenwachstum des analen Teiles der Hirnblase wird das eigentliche Ganglion gebildet, das sich aus einer randständigen Ganglienzellschicht und aus der zentral gelegenen Nervenfasermasse aufbaut. Der restliche oral gelegene Anteil des Hirnbläschens besteht nur aus einer sehr dünnen Zellschicht. Infolge besagter Differenzierung wird die Hirnhöhle stark eingeengt (Figur 442).

VIERTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Progoneata — Chilopoda — Insecta 1

1930. Quart. Mit 945 Figuren. XVI, 892 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 96.—, in Halbleder gebunden Rm. 105.—

VIERTER BAND · ZWEITE HÄLFTE · ERSTER TEIL

Insecta 2

1936. Quart. Mit 905 Figuren. XIV, 836 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 104.50, in Halbleder gebunden Rm. 114.—

VIERTER BAND · ZWEITE HÄLFTE · ZWEITER TEIL

Insecta 3

1938. Quart. Mit 935 Figuren. XVI, 1028 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 150.—, in Halbleder gebunden Rm. 160.—

FÜNFTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Solenogastres — Mollusca — Echinoderma

1. Lieferung: Bogen 1— 6 (S. 1— 96). 1925. Subskriptionspreis Rm. 10.—
2. Lieferung: Bogen 7—11 (S. 97—176). 1926. Subskriptionspreis Rm. 8.40
3. Lieferung: Bogen 12—16 (S. 177—256). 1926. Subskriptionspreis Rm. 8.—

FÜNFTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Tunicata

1. Lieferung: Bogen 1— 6 (S. 1— 96). 1933. Subskriptionspreis Rm. 12.—
2. Lieferung: Bogen 7—12 (S. 97—192). 1933. Subskriptionspreis Rm. 12.—
3. Lieferung: Bogen 13—17 (S. 193—272). 1934. Subskriptionspreis Rm. 10.—
4. Lieferung: Bogen 18—25 (S. 273—400). 1935. Subskriptionspreis Rm. 16.—
5. Lieferung: Bogen 26—34 (S. 401—544). 1935. Subskriptionspreis Rm. 18.—
6. Lieferung: Bogen 35—42 (S. 545—672). 1937. Subskriptionspreis Rm. 18.—
7. Lieferung: Bogen 43—48 (S. 673—768). 1939. Subskriptionspreis Rm. 16.—

SECHSTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Acrania (Cephalochorda) — Cyclostoma — Ichthya

1. Lieferung: Bogen 1— 7 (S. 1—112). 1929. Subskriptionspreis Rm. 12.—
2. Lieferung: Bogen 8—13 (S. 113—208). 1933. Subskriptionspreis Rm. 12.—
3. Lieferung: Bogen 14—21 (S. 209—336). 1933. Subskriptionspreis Rm. 16.—
4. Lieferung: Bogen 22—28 (S. 337—448). 1934. Subskriptionspreis Rm. 14.—
5. Lieferung: Bogen 29—35 (S. 449—560). 1935. Subskriptionspreis Rm. 14.—

SECHSTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Amphibia

1. Lieferung: Bogen 1— 7 (S. 1—112). 1930. Subskriptionspreis Rm. 15.—
2. Lieferung: Bogen 8—13 (S. 113—208). 1931. Subskriptionspreis Rm. 13.—
3. Lieferung: Bogen 1— 8 (S. 1*—128*). 1941. Subskriptionspreis Rm. 16.—
4. Lieferung: Bogen 9—16 (S. 129*—252*). 1941. Subskriptionspreis Rm. 16.—

SIEBENTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Sauropsida: Allgemeines — Reptilia

1. Lieferung: Teil (2) Bogen 1— 8 (S. 1—128). 1931. Subskription Rm. 16.—
2. Lieferung: Teil (2) Bogen 9—14 (S. 129—224). 1932. Subskription Rm. 12.—
3. Lieferung: Teil (2) Bogen 15—20 (S. 225—320). 1937. Subskription Rm. 14.—

SIEBENTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Sauropsida: Aves

1934. Quart. Mit 944 Figuren. XI, 899 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 104.—, in Halbleder gebunden Rm. 114.—

Das Tierreich

Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen

Gegründet von der Deutschen Zoologischen Gesellschaft

Im Auftrage der Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin

herausgegeben von F. E. SCHULZE (†), W. KÜKENTHAL (†), K. HEIDER (†),

fortgesetzt von R. HESSE / Schriftleiter: C. APSTEIN

Seit Linnés Systema naturae ist die Zahl der bekannten Tierformen so angewachsen, daß eine neue, umfassende Übersicht des Systems, die als Abschluß der bisherigen und als Grundlage künftiger systematischer Forschung dienen kann, ein dringendes Bedürfnis geworden ist. Um diese Aufgabe zu erfüllen, hatte die Deutsche Zoologische Gesellschaft das vorliegende Werk gegründet und dessen wissenschaftliche Leitung Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. F. E. Schulze in Berlin anvertraut. Das gewaltige Unternehmen fand die Unterstützung der Preußischen Akademie der Wissenschaften, die in Würdigung der Bedeutung des Werkes im Jahre 1902 die Herausgabe übernommen hat.

Die Herausgabe findet in Lieferungen statt, die je eine oder mehrere nahestehende Gruppen behandeln, jedoch unabhängig von einer systematischen Folge erscheinen.

Jede Lieferung ist einzeln käuflich. Dem Umfang entsprechend ist der Preis der Lieferungen verschieden; jedoch wird den Subskribenten, die sich für die Abnahme von fünf hintereinander erscheinenden Lieferungen verpflichten, ein Nachlaß von 20 Prozent des bei Ausgabe der Lieferung festgesetzten Ladenpreises gewährt.

IN UNSEREM VERLAG SIND IN DEN LETZTEN JAHREN ERSCHIENEN:

Lief. 50: ORTHOPTERA *Mantidae*. Bearbeitet von E. Giglio-Tos (†), Turin. 1927. Mit 6 Abbildungen. Groß-Oktav. XL, 707 Seiten. Rm. 82.50

Lief. 51: LEPIDOPTERA *Nemeobiinae*. Bearbeitet von H. Stichel, Berlin. 1928. Mit 197 Abbildungen. Groß-Oktav. XXX, 300 Seiten. Rm. 43.50

Lief. 52: MYRIAPODA 1. *Geophilomorpha*. Bearbeitet von Graf Attems, Wien. 1929. Mit 307 Abbildungen. Groß-Oktav. XXIII, 388 Seiten. Rm. 60.—

Lief. 53: CRUSTACEA COPEPODA *II. Cyclopoida Gnathostoma*. Bearbeitet von F. Kiefer, Dilsberg bei Heidelberg. 1929. Mit 42 Abbildungen. Groß-Oktav. XVI, 102 Seiten. Rm. 18.75

Lief. 54: MYRIAPODA 2. *Scolopendromorpha*. Bearbeitet von Graf Attems, Wien 1930. Mit 387 Abbildungen. Groß-Oktav. XIX, 308 Seiten. Rm. 50.—

Lief. 55. AMPHIBIA *Anura III. Polypedatidae*. Bearbeitet von E. Ahl. 1931. Mit 320 Abbildungen. Groß-Oktav. XVI, 477 Seiten. Rm. 77.50

Lief. 56: ARACHNOIDEA. ACARINA *Bdellidae, Nicole-Tiellidae, Cryptognathidae*. Bearbeitet von Sig Thor, Oslo. 1931. Mit 93 Abbildungen. Groß-Oktav. XIII, 87 Seiten. Rm. 18.75

Lief. 57: PSEUDOSCORPIONIDEA I Subord. *Chthoniinea* et *Neobisiinea*. Bearbeitet von Max Beier, Wien. 1932. Mit 271 Abbildungen. Groß-Oktav. XX, 258 Seiten. Rm. 40.—

Lief. 58: PSEUDOSCORPIONIDEA II Subord. C. *Cheliferinea*. Bearbeitet von Max Beier, Wien. 1932. Mit 300 Abbildungen. Groß-Oktav. XXI, 294 Seiten. Rm. 48.75

Lief. 59: CYCLOSTOMATA. Bearbeitet von Maximilian Holly, Wien. 1933. Mit 57 Abbildungen. Groß-Oktav. XIV, 62 Seiten. Rm. 12.50

Lief. 60: ACARINA *Tydeidae, Ereynetidae*. Bearbeitet von Sig Thor. 1933. Mit 102 Abbildungen. XI, 84 Seiten. Rm. 15.—

Lief. 61: PISCES 2. *Dipnoi*. Bearbeitet von Maximilian Holly, Wien. 1933. Mit 25 Abbildungen. Groß-Oktav. IX, 20 Seiten. Rm. 5.—

Lief. 62: REPTILIA. *Loricata*. Bearbeitet von Franz Werner, Wien. 1933. Mit 33 Abbildungen. XIV, 40 Seiten. Rm. 8.75

Lief. 63: PISCES 3. *Crossopterygii*. Bearbeitet von Maximilian Holly, Wien. 1933. Mit 30 Abbildungen. X, 23 Seiten. Rm. 5.—

Lief. 64: LEPIDOPTERA *Baroniidae, Teinopalpidae, Parnassiidae pars I.* Bearbeitet von Felix Bryk, Berlin. 1934. Mit 87 Abbildungen. XXIII, 131 Seiten. Rm. 25.—

Lief. 65: LEPIDOPTERA *Parnassiidae pars II* (Subfam. *Parnassiinae*). Bearbeitet von Felix Bryk, Berlin. 1935. Mit 698 Abbildungen. LI, 790 Seiten. Rm. 137.50

Lief. 66: ARTHROPODA. *Tardigrada*. Bearbeitet von E. Marcus, Berlin. 1936. Mit 306 Abbildungen. XVI, 329 Seiten. Rm. 50.—

Lief. 67: PISCES 3 *Ganoidei*. Bearbeitet von Maximilian Holly, Wien. 1936. Mit 56 Abbildungen. Groß-Oktav. XVI, 65 Seiten. Rm. 12.50

Lief. 68: MYRIAPODA 3. *Polydesmoidae I.* Fam. Strongylosomidae. Bearbeitet von Graf Attems. Mit 343 Abbild. XXII, 300 Seiten. 1937. Rm. 50.—

Lief. 69: MYRIAPODA 3. *Polydesmoidae II.* Fam. Leptodesmidae, Platyrhachidae, Oxydesmidae, Gomphodesmidae. Von Graf Attems. Mit 509 Abbildungen. XXVIII, 428 Seiten. 1938. Rm. 81.25

Lief. 70: MYRIAPODA 3. *Polydesmoidae III.* Fam. Polydesmidae, Vanhoeffeniidae, Cryptodesmidae, Oniscodesmidae, Sphaerotrichopidae, Peridontodesmidae, Rhachidesmidae, Macellolophidae, Pandirodesmidae. Bearbeitet von Graf Attems. Mit 719 Abbildungen. XXXII, 577 Seiten. 1940. Rm. 100.—

Weitere Lieferungen befinden sich in Vorbereitung!

Verlag Walter de Gruyter & Co., Berlin W 35

Printed in Germany

Metzger & Wittig, Leipzig

HANDBUCH DER ZOOLOGIE

EINE NATURGESCHICHTE DER
STÄMME DES TIERREICHES

GEGRÜNDET VON

DR. WILLY KÜKENTHAL
GEHEIMEM REGIERUNGSRAT
WEILAND O. Ö. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT BERLIN

UNTER MITARBEIT
ZAHLREICHER FACHGELEHRTEN

HERAUSGEGEBEN VON

DR. THILO KRUMBACH
(INSTITUT UND MUSEUM FÜR MEERESKUNDE DER UNIVERSITÄT
BERLIN NW 7)

DRITTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Chelicerata – Pantopoda – Onychophora
Vermes Oligomera

Bearbeitet von

Dr. Max Beier in Wien, Dr. Birger Bergersen in Oslo, Prof. Dr. Hjalmar Broch in Oslo (Norwegen), Prof. Dr. Carl J. Cori in Prag, Prof. Dr. Ulrich Gerhardt in Halle a. d. Saale, Prof. Dr. Hermann Helfer in Berlin, Dr. Johann-Gerhard Helmcke in Berlin, Prof. Dr. C. J. van der Horst in Johannesburg (Südafrika), Dr. Alfred Kästner in Stettin, Prof. Dr. Thilo Krumbach in Berlin, Dr. Hermann Grafen Vitzthum in Berlin und Oberregierungsrat Dr. Friedrich Zacher in Berlin

SECHZEHNTE LIEFERUNG
(Teil 5) Bogen 24 bis 31 (Seite 375—502)

Dieser Band erscheint in 9 Teilen, die unabhängig von der endgültig beabsichtigten Reihenfolge ausgegeben werden
Abgeschlossen am 29. Mai 1941



BERLIN 1941
WALTER DE GRUYTER & CO.
VORMALS G. J. GÖSCHENSCHE VERLAGSHANDLUNG - J. GUTTENTAG, VERLAGSBUCHHANDLUNG - GEORG REIMER - KARL J. TRÜBNER - VEIT & COMP.

Bisher sind erschienen:

ERSTER BAND

Protozoa — Porifera — Coelenterata — Mesozoa

1925. Quart. Mit 868 Figuren. XIV, 1060 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 65.—, in Halbleder gebunden Rm. 75.—

ZWEITER BAND · ERSTE HÄLFTE

Vermes Amera:

Plathelminthes: Turbellaria · Trematoda · Cestoidea · Nemertini.

Nemathelminthes: Rotatoria · Gastrotricha · Kinorhyncha · Nematodes · Nematomorpha · Acanthocephala.

Kamptozoa (Bryozoa entoprocta).

1933. Quart. Mit 1417 Figuren. XIII, 1392 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 159.—, in Halbleder gebunden Rm. 169.—

ZWEITER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Vermes Polymera:

Archiannelida · Polychaeta · Clitellata

Priapulida — Sipunculida — Echiurida

1934. Quart. Mit 806 Figuren. XX, 874 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 109.—, in Halbleder gebunden Rm. 119.—

DRITTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Tardigrada — Pentastomida — Myzostomida
Arthropoda: Allgemeines — Crustacea

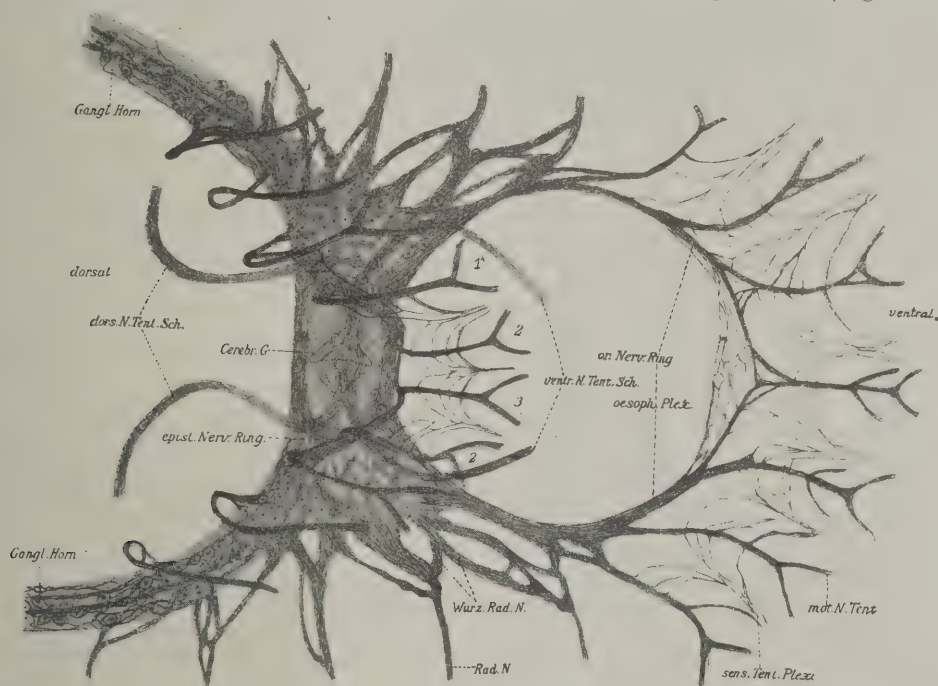
1927. Quart. Mit 1172 Abbildungen. XVI, 1156 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 127.—, in Halbleder geb. Rm. 137.—

DRITTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Chelicerata — Pantopoda — Onychophora — Vermes Oligomera

1. Lieferung:	Teil (3)	Bogen 1–10	(S. 1–160).	1931.	Subskriptionspreis Rm. 20.—
2. Lieferung:	Teil (8)	Bogen 1– 2	(S. 1– 32).	1932.	
	Teil (9)	Bogen 1– 3	(S. 1– 48).	1932.	Subskriptionspreis Rm. 10.—
3. Lieferung:	Teil (1)	Bogen 1– 2	(S. 1– 32).	1932.	
	Teil (4)	Bogen 1– 4	(S. 1– 64).	1932.	Subskriptionspreis Rm. 12.—
4. Lieferung:	Teil (2)	Bogen 1– 6	(S. 1– 96).	1932.	Subskriptionspreis Rm. 12.—
5. Lieferung:	Teil (2)	Bogen 7–12	(S. 97–192).	1932.	Subskriptionspreis Rm. 12.—
6. Lieferung:	Teil (4)	Bogen 5– 9	(S. 65–138) und		
	Teil (5)		(S. 1– 6).	1933.	Subskriptionspreis Rm. 10.—
7. Lieferung:	Teil (2)	Bogen 13–18	(S. 193–288).	1933.	Subskriptionspreis Rm. 12.—
8. Lieferung:	Teil (1)	Bogen 3– 6	(S. 33– 96).	1935.	Subskriptionspreis Rm. 8.—
9. Lieferung:	Teil (2)	Bogen 19–24	(S. 289–384).	1935.	Subskriptionspreis Rm. 12.—
10. Lieferung:	Teil (5)	Bogen 1– 8	(S. 7–134).	1936.	Subskriptionspreis Rm. 18.—
11. Lieferung:	Teil (2)	Bogen 25–31	(S. 385–496).	1937.	Subskriptionspreis Rm. 16.—
12. Lieferung:	Teil (2)	Bogen 32–41	(S. 497–656).	1938.	Subskriptionspreis Rm. 22.—
13. Lieferung:	Teil (5)	Bogen 9–16	(S. 135–262).	1938.	Subskriptionspreis Rm. 18.—
14. Lieferung:	Teil (1)	Bogen 7–15	(S. 97–240).	1940.	Subskriptionspreis Rm. 20.—
15. Lieferung:	Teil (5)	Bogen 17–23	(S. 263–374).	1941.	Subskriptionspreis Rm. 16.—
16. Lieferung:	Teil (5)	Bogen 24–31	(S. 375–502).	1941.	Subskriptionspreis Rm. 18.—

Bei Betrachtung der Horizontalprojektion des voll ausgebildeten Gehirnganglions zeigt dieses die Gestalt einer quer zur Sagittalebene gestellten Spange. Entsprechend geführte Schnitte lassen die Hirnhöhle ungefähr in Form eines römischen T erscheinen. Auf Querschnitten hat die Ganglienzellmasse aber Nieren-Form, entsprechend der Einbuchtung der Hirnhöhle, die durch den vertikalen Strich des zum Vergleich herangezogenen T gekennzeichnet wird. Eine Entscheidung, ob die spindelförmigen Neuronen der Ganglienzell-Schicht dem uni- oder bipolaren Typus angehören, ist bis jetzt nicht getroffen worden. Durch Bänder von peritonealem Gewebe ist das Gehirnganglion in seiner Lage fixiert (Figur 428).



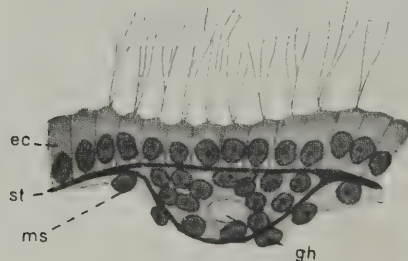
Figur 443. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Cristatella mucedo* G. Cuvier: *Zerebralganglion mit seinen Nerven in Oralansicht nach Vitalfärbung mit Methylenblau.* (*Gangl. Horn*) Ganglion-Horn; (*Cerebr. G.*) Zerebralganglion; (*dors. N. Tent. Sch.*) dorsaler Tentakelscheiden-Nerv; (*epist. Nerv. Ring*) epistomialer Nerven-Ring; (*Wurz. Rad. N.*) Wurzeln der Radialnerven; (*Rad. N.*) Radialnerv; (*sens. Tent. Plex.*) sensorischer Tentakelnerven-Plexus; (*mot. N. Tent.*) motorischer Tentakel-Nerv; (*or. Nerv. Ring*) oraler Nerven-Ring; (*oesoph. Plex.*) ösophagealer Nerven-Plexus; (*ventr. N. Tent. Sch.*) ventraler Tentakelscheiden-Nerv. (Nach A. Gerwerzhagen 1913)

An Nerven stehen mit dem Zerebralganglion in Verbindung die Ganglionhörner zur Innervation der Tentakel-Krone, der orale und der anale Nervenring und der orale und anale Tentakelscheiden-Nerv.

Die Nerven der Lophophor-Arme, in der Literatur als Ganglionhörner benannt, sind die stärksten unter den aufgezählten Nerven. Ihrer Entstehung nach sind sie Auswüchse der seitlichen Teile des primären Hirnbläschens. Sie könnten auch als arm- oder hornförmige Ausstülpungen desselben bezeichnet werden, denn die Hirnhöhle setzt sich auf $^{2}/_{3}$ der Länge der Lophophor-Arme in sie hinein als ein Kanal fort. Wie früher erwähnt, ist am Lophophor-Arm zwischen den beiden Tentakel-Reihen eine Flimmer-Rinne ausgebildet. Entlang dieser Rinne und an der Basalseite des Epithels ist der Lophophorarm-Nerv zu finden. Gegen die

Lophophorarm-Höhle hin überkleidet ihn Peritoneum. In seiner ganzen Ausdehnung besitzt der Nerv Ganglien-Zellen (Figur 443, 444).

Der Lophophorarm-Nerv innerviert nur die Tentakel, soweit sie als eine äußere und innere Reihe am Lophophor-Arm angeordnet sind. Es bleiben dann noch für die nervöse Versorgung übrig einerseits jene Tentakel anal vom Munde, die also dem Gebiete der Lophophor-Konkavität angehören und die in der Medianebene ihre Zuwachsstelle haben, und anderseits die Tentakel der Außenseite des Mundrandes. Für die erstgenannte Gruppe von Tentakeln sorgt der anale und für die 2te Partie der orale Nervenring. Beide dieser Nervenringe entspringen als ziemlich schwache Nerven aus der lateralen Partie des Zerebralganglions. Der Ausdruck Nervenring ist gerechtfertigt, weil sich jedes Nerven-Paar zu einem Ringe schließt. Eine Homologisierung des oralen Ringes mit der Schlundkommissur *der Anneliden* hält A. Gerwerzhagen nicht für zulässig.



Figur 444. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Querschnitt durch den Lophophor-Arm und das Ganglion-Horn.* (*ec*) ektodermales Körper-Epithel in der Lophophor-Rinne; (*st*) Stütz-Membran; (*ms*) Peritoneum; (*gh*) Höhle des Ganglion-Hornes. Vergrößerung 400-fach. (Nach E. Marcus 1934)



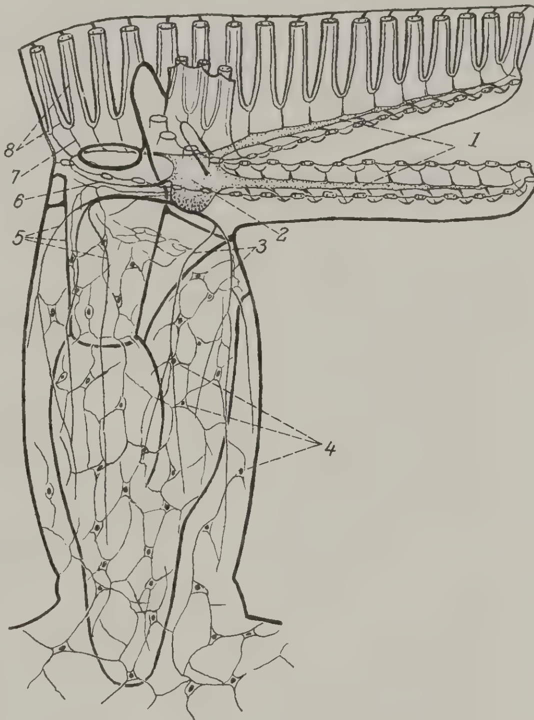
Figur 445. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Medianteil des oralen Nerven-Ringes mit dem System der Tentakel-Nerven.* Nach Vitalfärbung mit Methylenblau. (tn_1) medianer Tentakel-Nerv; (tn_2) inneres Tentakel-Nervenpaar; (tn_3) äußeres Tentakel-Nervenpaar; (*si*) Sinnes-Zelle; (*on*) oraler Nerven-Ring; (*tl*) Tentakel-Längsband. Vergrößerung 320-fach. (Nach E. Marcus 1934)

Über die Art der Innervierung der einzelnen Tentakel belehren die Befunde von E. Marcus (1934), die in Figur 445 dargestellt sind. Die Abbildung betrifft die am Außenrand des Mundes zu beiden Seiten der Mittellinie stehenden Tentakel. Der orale Nervenring erscheint in seine letzten Fasern aufgelöst. Jede solche Endfaser dringt dann in die Tentakel-Membran zwischen 2 Tentakeln ein und gibt durch Gabelung je einen Nerven-Ast für die Innen- und für die Außenseite eines Tentakel-Paares ab. Inwieweit es sich bei der Nervenversorgung der Tentakel um sensible oder motorische Nerven handelt, darüber stimmen die Meinungen nicht überein.

Das Epistom wird durch Nervenfaserzüge innerviert, die aus der apikalen Fläche des Gehirns ihren Ursprung nehmen und mit Sinnes-Zellen in Verbindung stehen. Nerven des Darmes wurden nur mit einiger Sicherheit im Ösophagus gefunden. So groß und erfreulich die Fortschritte der Kenntnisse des Nerven-

Systems durch die Untersuchungen der obenerwähnten Forscher sind, gilt es in Zukunft doch noch viele Lücken auszufüllen.

Die 2 oralen und analen Tentakelscheiden-Nerven entspringen aus dem Zerebralganglion an dessen oraler und analer Seite näher zur Mittellinie als die Wurzeln der beiden Nervenringe. Den Weg zur Tentakel-Scheide nehmen die Nerven nicht direkt durch die Leibeshöhle, sondern zwischen dem Körper-Epithel und dem Peritoneum. Diese beiden Nerven lösen sich in reiche Verzweigungen auf und stehen in Verbindung mit einem Ganglienzellen-Netz (A. Gerwerzhagen 1913, Seite 317, Textfigur 1) (Figur 446).



Figur 446. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Cristatella mucedo* G. Cuvier: *schematische Darstellung des Nerven-Systems eines Zoids.* Die Radialnerven-Seitenäste sind weggelassen und das Ganglienzellen-Netz der Tentakel-Scheide ist nur angedeutet. (*1*) Ganglion-Hörner (Nerv des Lophophor-Armes); (*2*) Zerebralganglion; (*3*) Tentakelscheiden-Nerv; (4) Neuronen-Netz; (*5*) Tentakelscheiden-Nerven; (*6*) oraler Nerven-Ring; (*7*) Radialnerven; (*8*) Tentakel-Nerven.
(Nach A. Gerwerzhagen 1913)

Sinnes-Zellen

Sinnes-Zellen sind zahlreicher ins Epithel der Tentakel, des Epistoms, der Mundumrandung und der Duplikatur am Orificium des Zoids eingestreut. E. Marcus (1934) bezeichnet die Sinnes-Zellen als stentorförmig. Eine eingehendere Untersuchung derselben steht bisher noch aus.

Koloniales Nerven-System

Die Frage nach Nerven, welche die Einzel-Individuen einer Kolonie zu einem funktionellen Ganzen verbinden, wurde bereits in der älteren Literatur aufgeworfen und vielfach diskutiert. Jeder der sich mit lebenden Lophopoda beschäftigt, kommt wohl aus dem Verhalten des ganzen Stockes gegenüber Reizen zu dem Eindruck, daß eine nervöse Verbindung der einzelnen Glieder bestehen müsse. Diese sind ja auch anatomisch nicht scharf voneinander abgegrenzt. A. Gerwerzhagen (1913) hat nun nachweisen können, daß sich ein Ganglienzellen-Netz über alle Teile der Koloniewand erstreckt. Es zeichnet sich durch die Größe und die Zahl seiner Zell-Elemente aus. Er nimmt an, daß es sich dabei um ein motorisches System handelt. Somit würden die Lophopoda neben dem zentralisierten Nerven-System, vertreten durch das Zerebralganglion und seiner Nerven, noch über ein diffuses Neuronennetz verfügen und sich damit wie andere Evertebraten-Typen verhalten (Figur 447).

Einen Vergleich des Nerven-Systems *der Lophopoda* mit denjenigen *anderer Oligomera* hat auch A. Gerwerzhagen (1913, Seite 337ff.) erwogen. Es dreht sich dabei zunächst um die Frage, ob das Zerebralganglion unbestritten als ein oberes

Mundganglion zu bewerten sei, wie er das selbst tut. Die Ontogenie versage in diesem Punkte, da das embryonale Entwickelungsgeschehen auf frühen Stadien durch die Knospenbildung abgelöst werde. Dazu wäre zu bemerken: Wenn der Vorgang der Knospung als eine abgekürzte Wiederholung entwickelungsgeschichtlicher Methode betrachtet wird, dann müßte das bei der Knospe als oberes Schlundganglion entstehende Gehirnganglion auch in der Stammesgeschichte als solches gebildet worden sein. In Würdigung dessen, daß *unter den Oligomera* das Nerven-System nur *bei den Bryozoa* die primitive epitheliale Lage aufgegeben hat und zusammen mit der ungemein differenzierten Innervierung der Tentakel-Krone läßt diesen Tier-Typus nach der Meinung von A. Gerwerzhagen als die höchst entwickelte Klasse innerhalb der Oligomera erscheinen.



Figur 447. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Cristatella mucedo* G. Cuvier: *Ganglien-Netz und Ring-Muskulatur der Tentakel-Scheide.* Nach Vitalfärbung mit Methylenblau. (*Forts.G.Z.*) Fortsatz einer Ganglien-Zelle; (*G.Z.*) Ganglien-Zelle; (*Plasmodesm.*) Plasmodesmen zwischen den Ringmuskel-Zellen (*Ring.Musk.Z.*). Bei (*a*) und (*c*) Innervierung von Muskel-Zellen. (Nach A. Gerwerzhagen 1913)

Körper-höhlen

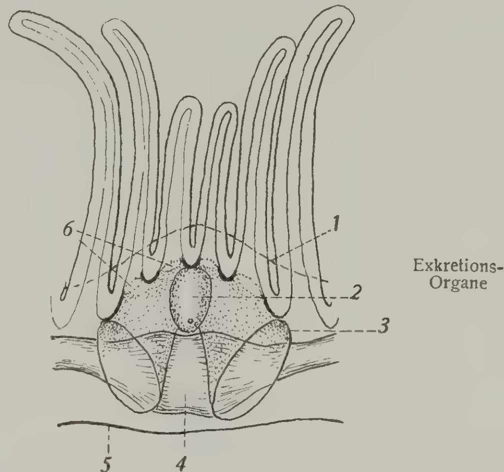
Von dem für die Coelomaten typischen Organ-Komplex wären noch zu behandeln das Zirkulations-System, die Nieren und die Geschlechts-Organe. Aus Gründen einer leichteren und kürzeren Darstellung sollen aber zunächst die Körperhöhlen besprochen werden, und zwar als Vorbereitung besonders im Hinblick auf die Frage, ob die Lophopoda Exkretions-Organe besitzen.

Eingangs wurde bereits gesagt, daß der Körper der Lophopoda als Gliederung ein Pro-, ein Meso- und ein Metasoma erkennen läßt. Im Vorderleib vertreten, durch das Epistom und durch das angrenzende Gebiet, aus welchem das Zerebralganglion hervorgegangen ist, hat die Leibeshöhle die Form von Spalträumen zwischen den Muskelfasern und Mesodermelementen. In den beiden anschließenden Körper-Abschnitten haben dagegen die Körperhöhlen den Wert von Zölom-Kammern. In der folgenden Darstellung wird es sich nur um diese drehen (Figur 422).

Beim Mesosoma handelt es sich um das Körperhöhlen-System der Tentakel-Krone, welches sich aus mehreren Teilabschnitten zusammensetzt. Die Verhältnisse sind hier einigermaßen kompliziert. Zunächst sei derjenige Abschnitt ins Auge gefaßt, der sich gleich einer Gallerie um die abneurale Seite des Ösophagus

erstreckt und als Lophophor-Kanal bezeichnet wird. Gegen die Leibeshöhle des Metasoma ist der Kanal durch das Diaphragma geschieden, aber nur dem Namen nach. Denn in der Ausdehnung des Lophophor-Kanals besteht es zwar als anatomische Scheidewand, aber als unvollständige, da es rechts und links vom Pharynx Lücken für den Durchtritt der Retraktormuskeln aufweist (Figur 428).

Mit den lateralen Teilen des Lophophor-Kanals vereinigen sich beiderseits die Hohlräume der Lophophor-Arme. Im Gebiete der Lophophor-Konkavität wird aber das Zölom der Tentakel-Krone zwischen dem Pharynx und der Leibeswand bis auf einen unbedeutenden Spalt vom Zerebralganglion in Anspruch genommen. Auch an den beiden Seitenflächen des Ganglions bleibt je ein kanalartiger Rest der Lophophor-Höhle bestehen. Diesen beiden Kanälen kommt insofern eine Bedeutung zu, als sie für die wenigen im Gebiet der Lophophor-Konkavität stehenden Tentakel die Verbindung mit der allgemeinen Lophophor-Höhle herstellen (Figur 428).



Figur 448. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Cristatella mucedo* G. Cuvier: *schematische Darstellung des Gabel-Kanals* (*Nephridium*). (*1*) Epistom; (*2*) Sammel-Blase des Nephridiums; (*3*) Nephrostoma; (*4*) Zerebralganglion; (*5*) Grenzlinie der Lophophor-Arme; (*6*) Verbindungen des Gabel-Kanals mit den 2 Tentakel beiderseits der Medianlinie. Vergrößerung 250-fach. (Original)

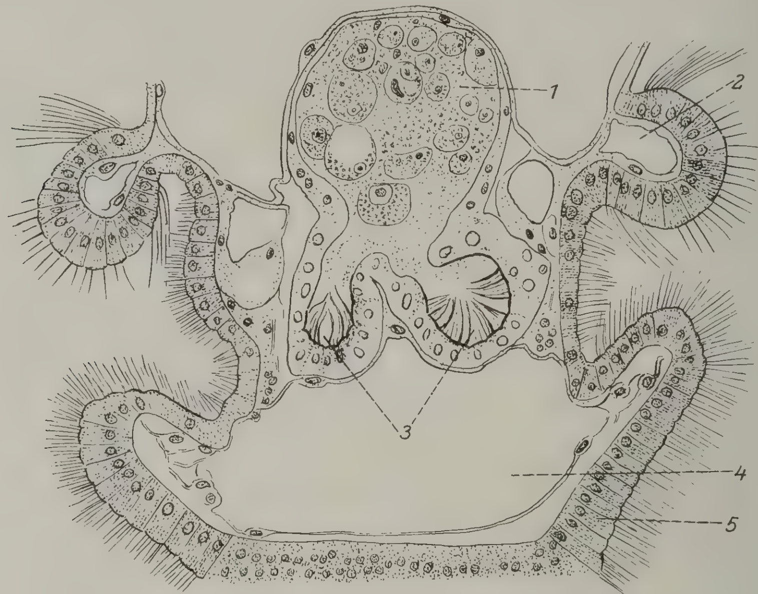
Exkretions-Organe

Um diese beiden Kanäle, welchen der Name Gabel-Kanäle beigelegt wurde, hat sich eine kleine Geschichte gebildet, die die Frage berührt, ob die Lophopoda ein Exkretions-Organ besitzen. Es scheint hier die richtige Stelle zu sein, diese Angelegenheit kurz zu erörtern (Figur 448).

Daß es mit dem Gabel-Kanal eine besondere Bewandtnis haben müsse, darauf hat M. Verworn (1887, Seite 114 bis 115) als erster hingewiesen und in dieser Bildung *bei Cristatella* Cuvier ein Homologon eines Segmentalorgans des Wurm-Typus vermutet. Auf Grund eigener eingehenderer Untersuchungen hat später C. J. Cori (1893) versucht, diese Auffassung näher zu begründen. In der Folge führten weitere Bearbeitungen von anderer Seite zum Teil zu einer ablehnenden Stellungnahme der Auffassung Coris — der erste unter diesen war F. Braem (1890/92, Seite 53), weiter sind zu nennen A. Oka (1895) und K. Schulz (1901) —, zum anderen Teil zu einer Bestätigung und Zustimmung (F. Blochmann, Über die Anatomie und verwandtschaftlichen Beziehungen der Brachiopoden. *Archiv des Vereins der Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg*, 1892). Nach dem letzten Prüfer dieser Frage, E. Marcus (1934, Seite 526) sei der Gabel-Kanal kein Nephridium. Hierzu wäre zu bemerken, daß alle Nachuntersucher die Angaben von Cori über die anatomischen und histologischen Verhältnisse des Gabel-Kanals *von Cristatella* Cuvier vollinhaltlich bestätigen und daß nur ihre Ausdeutung der in Rede stehenden Bildung verschieden ausfiel.

In bezug auf die tatsächlichen anatomischen Verhältnisse des Gabelkanals sei darauf hingewiesen, daß er zum Unterschied von der mesodermalen Auskleidung der ganzen übrigen Höhle der Tentakel-Krone von dickem, kubischem Flimmer-

Epithel gebildet wird. Jeder Schenkel des Gabelkanals mündet mit einer trichterartigen Erweiterung beiderseits der unteren Kante des Gehirnganglions in die Metasoma-Höhle aus. Als weiteres Moment schien für die Beurteilung dieser Bildung von Bedeutung zu sein nämlich das, daß an der Vereinigung der beiden Kanal-Schenkel eine mit Platten-Epithel ausgekleidete, blasenartige Erweiterung mit einer eigenen Muskulatur beobachtet werden konnte. In dieser Blase sammeln sich Amöbozyten und Leibeshöhlen-Flüssigkeit an und schließlich wird der Inhalt durch eine Öffnung in der Leibeswand nach außen entleert. Gerade diese



Figur 449. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Cristatella mucedo* G. Cuvier: *Schnitt durch das Nephridium in schräg-frontaler Richtung.* (*1*) Sammel-Blase mit Amöbozyten, Detritus und Granula erfüllt; (*2*) 3ter Tentakel von der Mitte gezählt; (*3*) Nieren-Kanäle an der Einmündung in die Sammel-Blase (bemerkenswert ist die Höhe des Epithels und die kräftige Bewimperung); (*4*) Epistom-Höhle; (*5*) lateraler Teil des Epistoms. Vergrößerung 500-fach. (Original)

unsere anatomischen Angaben hat E. Marcus bestätigt und hat auch darauf hingewiesen, daß die Stützmembran in der Wand der erwähnten Blase — wir wollen vermeiden sie Harnblase zu nennen — eine Lücke besitze. Der gleiche Forscher gibt unter Übereinstimmung mit A. Gerwerzhagen (1913, Seite 14 bis 15) ferner an, es sei nicht zweifelhaft, »daß solche mit Stoffwechsel-Abbauprodukten beladene Phagozyten durch die von uns festgestellte Lücke der Stützmembran hindurch eliminiert werden« (Figur 449).

Zusammenfassend läßt sich sagen: Wenn dem Gabelkanal (nach F. Braem 1890) nur die Aufgabe zufiele, für die wenigen medialen Tentakel eine Verbindung mit dem übrigen Zölom herzustellen, dann erscheint seine besondere histologische Differenzierung auffallend. Die Annahme liegt daher nahe, daß ihm noch eine spezifische Aufgabe zukommen dürfte.

Wir selbst halten an unserer seinerzeitigen Auffassung in bezug auf die morphologische Beurteilung des Gabel-Kanals fest. Vielleicht wird damit das Richtige getroffen, in dem Gabel-Kanal ein den besonderen Verhältnissen *bei den Lophopoda* angepaßtes Nieren-Organ zu erblicken, welches nicht selbst mehr

exkretorisch tätig ist, sondern zur Ausleitung der mit Exkreten beladenen Phagozyten dient. Der Lage nach gehört dieses Organ dem Metasoma an und dürfte sekundär gegen das Mesosoma gedrängt sein. Es ist auch die einzige Stelle, wo es mit Rücksicht auf die Einrichtung der Invagination und Evagination der Tentakel-Krone einen geeigneten Platz findet. Auch stimmt die Lage grundsätzlich mit der der Gonodukte *der Phoronidea* überein. Das Zurücktreten der exkretorischen Funktion des Organs *von Cristatella* Cuvier kann mit dem Mangel eines Blutgefäß-Systems in Zusammenhang gebracht werden.

Leibeshöhle des Metasomas

Entsprechend dem, daß das Metasoma den eigentlichen und größten Teil des Körpers ausmacht, hat auch seine Leibeshöhle im Vergleich zum Mesosoma eine vielfach größere Ausdehnung. Dieses räumliche Ausmaß steht in Verbindung damit, daß die Metasoma-Höhle den Darmtraktus beherbergt und im invaginierten Zustand auch noch die Tentakel-Krone aufnehmen muß. Überdies kommen in der Leibeshöhle die Geschlechts-Organe, die Knospen und die Statoblasten als raumbeanspruchende Bildungen zur Entwickelung (Figur 428).

An der Leibeshöhle des Hinterleibes lassen sich 2 Abschnitte unterscheiden, nämlich ein größerer geräumiger im Gebiete des eigentlichen Hinterkörpers und ein ziemlich eingeengter in dem Hals.

In der gesamten Ausdehnung ist die Metasoma-Höhle von Peritonealepithel ausgekleidet, dessen Zellen Zellgrenzen meist nicht erkennen lassen und nur durch die in eine dünne Plasmaschicht eingebetteten Zellkerne manifest werden. An bestimmten Stellen der Leibes-Höhle haben die Zellen Wimperhaare ausgebildet.

Für die Lophopoda als Zölomaten ist es eigentümlich und bemerkenswert, daß bei ihnen das Zölom — wenn von der Verbindung mit der Außenwelt durch den Porus an der Spitze der Tentakel und von dem Gabelkanal abgesehen wird — mangels von Zölomoporen oder ähnlichen Bildungen keinerlei Möglichkeiten für die Ausleitung der Geschlechts-Produkte oder von Exkreten oder von Leibeshöhlen-Flüssigkeit besitzt.

Die Abgrenzung der Zoide untereinander ist bei den Lophopoda entweder eine unvollkommene oder es ist überhaupt keine vorhanden, wie dies *bei den Cristatellidae* der Fall ist. Die Septen haben hier die Beschaffenheit nur von Bändern oder Strängen, welche zwischen dem basalen Teil der Leibeswand (Kriechsohle) und der Körperdecke ausgespannt sind. *Bei den Plumatellidae* bewirken ringförmige Einschnürungen der Leibeswand eine unvollkommene anatomische Scheidung benachbarter Individuen, nicht aber eine physiologische, da ein zentrales Loch in den Septen eine Verbindung benachbarter Zoide und so aller Zoiden einer Kolonie untereinander ermöglicht.

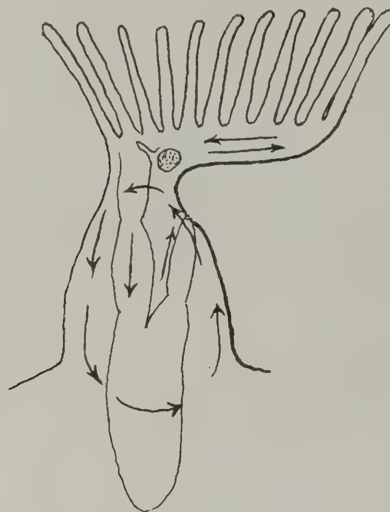
Leibes-höhlen-Flüssigkeit

Eine genauere chemische Untersuchung der farblosen Leibeshöhlen-Flüssigkeit der Lophopoda ist bisher nicht vorgenommen worden. Es ist anzunehmen, daß sie gelöstes Eiweiß, Kohlehydrate und Elektrolyten enthält, denn ihr fällt ja die Aufgabe des Transportes der Stoffe zu; sie wurde daher als das Blut, als Hämolymphe der Lophopoda bezeichnet. Von geformten Elementen treten Amöbozyten, die sich als Phagozyten betätigen, hervor. Auch in Zerfall begriffene Zellen sind zu beobachten, sowie kleinste, staubartig feine Körnchen und glänzende Exkret-Partikelchen. Zur Zeit der männlichen Geschlechts-Reife können Spermien in großen Mengen vorhanden sein.

Werden Farbstoffe in die Leibeshöhle injiziert, dann werden sie nach einiger Zeit in die Zellen der Somato- und Splanchnopleura und in freie Phagozyten aufgenommen gefunden. Derartig beladene Zellen sammeln sich dann an den Zugängen zu den Tentakel-Höhlen und in dem Gabelkanal an.

Zölombewimperung und Zirkulation

Bei den Bryozoen, so auch bei den Lophopoden, wird ein Blutgefäß-System vermißt, nicht einmal Spuren oder Reste eines vielleicht einmal bestandenen sind vorhanden. Zum Ersatz dafür hat sich bei dieser Tier-Gruppe eine andere Einrichtung ausgebildet, die darin besteht, daß die Leibeshöhlen-Flüssigkeit durch Wimpern in Bewegung unterhalten wird. Bereits den älteren Beobachtern von *Süßwasser-Bryozoen* war bekannt gewesen, daß sich die Leibeshöhlen-Flüssigkeit *bei diesen Tieren* in lebhaftem Fließen befindet. H. Nitsche (1868, Seite 6) hat wohl als erster erkannt, daß die Zirkulation der Leibeshöhlen-Flüssigkeit durch Wimper-Zellen der peritonealen Auskleidung der Leibeshöhle hervorgerufen wird. Genauer hat diese Erscheinung aber erst F. Braem (1890 bis 1892, Seite 65) verfolgt. Die Bedeutung der Zölombewimperung als Motor für den Kreislauf der zölomatischen Leibeshöhlen-Flüssigkeit *bei verschiedenen Tier-Typen* im Sinne von Substitutions-Organen hat A. Meyer (1927) in einer Studie beleuchtet. Die peritonealen Zellen der Leibeshöhle tragen Büschel von Wimperhaaren und stehen meist zu Gruppen vereint. Solche wimpernde Inseln und Streifen finden sich an der parietalen Wand des Einzeltieres, besonders zahlreich zwischen Anus und Diaphragma, am Peritoneum des Darmes, in den Lophophor-Armen und im gemeinsamen zölomatischen Raum der Kolonie.



Figur 450. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Schematische Darstellung der Zölom-Bewimperung und der Strom-Bahnen der Leibeshöhlen-Flüssigkeit.* (Nach A. Meyer 1927)

Der durch die Wimperaktion hervorgerufene Kreislauf der Leibeshöhlen-Flüssigkeit ist ein echt zirkulatorischer. *Bei Cristatella* Cuvier fließt der Strom an der Analseite entlang der Leibeswand von der Basis gegen die Tentakel-Krone und auf der oralen Seite in entgegengesetzter Richtung. Das Einlenken der einen Stromrichtung in die andere erfolgt im Gebiete des Ösophagus und des Magens (Figur 450). Bei eingezogenem Polypid erleiden diese geregelten Strombahnen Störungen und werden in einzelne selbständig kreisende Ströme aufgelöst.

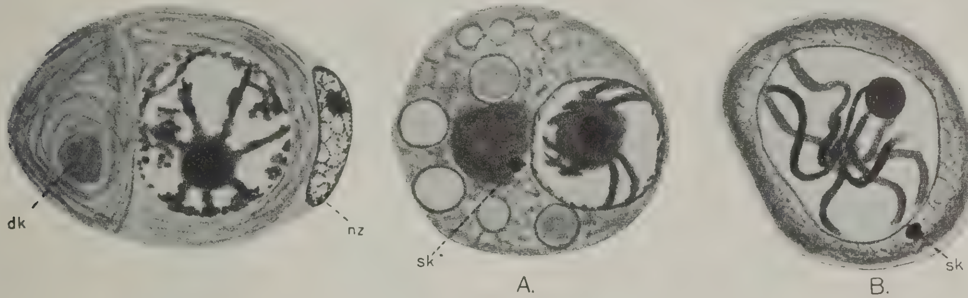
Geschlechtsprodukte

Die Lophopoda sind durchaus Zwitter. Die Gonaden entstehen aus Zellen des Mesothels der Metasoma-Höhle, sind also mesodermalen Ursprunges. Ovarien kommen nur an der Leibeswand der Oralseite des Muttertieres zur Entwickelung, und zwar oberhalb und in nächster Nähe der letzten Tochter-Knospe. Diese Verbundenheit ist damit begründet, daß eine Knospe zu einem Brutbehälter werden muß, damit sich ein Ei entwickeln kann. Dies wird in dem Abschnitt über die Embryonalentwickelung noch des Näheren gezeigt werden. Der Hoden dagegen kommt an dem Funiculus zur Ausbildung. *Eine Ausnahme* von dieser Regel *macht*

nur Cristatella Cuvier, indem bei dieser Gattung die männlichen Gonaden an den strangförmigen Septen auftreten.

Um die Beurteilung der Geschlechts-Zellen hinsichtlich ihrer Herkunft und Wertigkeit haben sich C. B. Davenport (1891), K. Kaepelin (1886), F. Braem (1890) und E. Marcus (1934) verdient gemacht. Eine Keimbahn ist bei den Lophopoda nicht erkennbar. Braem zeigte den Unterschied auf zwischen dem Zellmaterial der Leibeswand, das zur Bildung von Knospen führt, wobei sich ektodermale und mesodermale Zellen aufdifferenzieren, während an der Bildung der Gonaden nur mesodermale Zellen beteiligt sind. Damit ist auch das Bestehen einer Kontinuität des Keim- und Knospen-Plasmas bei den Lophopoda erwiesen.

Bei Lophopus Dumortier wird das Ovar erkennbar, wenn eine Oozyte ins Wachstum eintritt. Die Teilung der Oogonien läßt sich aber in der Masse der



Figur 451. Figur 452.

Figur 451. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Schnitt durch eine ausgewachsene Oozyte Iter Ordnung mit Dotter-Kern* (*dK*) *und Nähr-Zelle* (*nz*). Vergrößerung 1200-fach. (Nach E. Marcus 1934)

Figur 452. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *besamte Oozyten Iter Ordnung.* ***A*** dichter Knäuel in Bildung, dunkler Randbezirk im Ooplasma. ***B*** lockerer Knäuel. (*sk*) Spermien-Kopf. Vergrößerung 1200-fach. (Nach E. Marcus 1934)

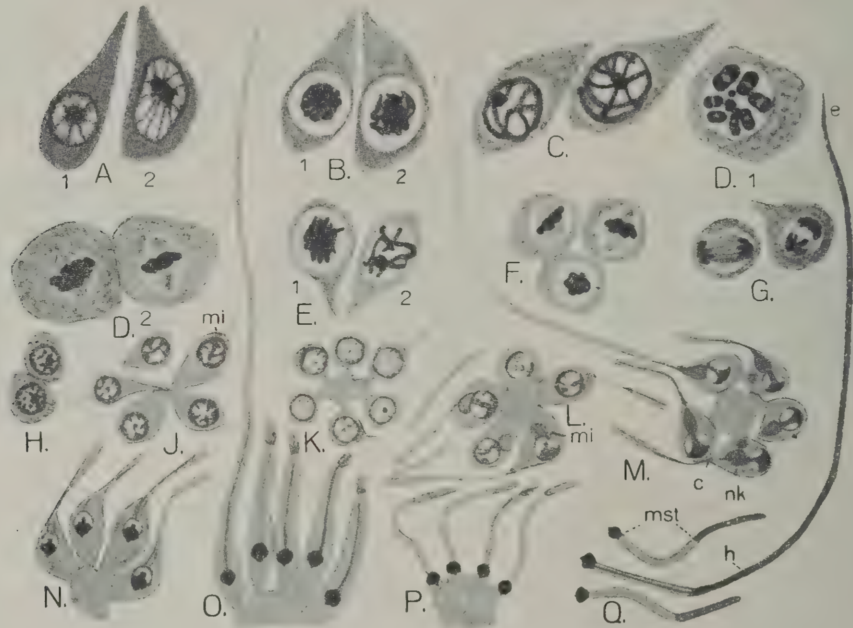
ebenfalls proliferierenden Peritonealzellen nicht verfolgen. Das junge Ovar erreicht mit der Ausbildung von Eiern — in der Zahl bis 40 — eine ansehnliche Größe. Die Ei-Follikel enthalten neben Dotterkernen auch Nähr-Zellen (abortive Eier). *Bei den Plumatelliden* fand F. Braem (1897, Seite 14) die Eier im Ovar in einer bestimmten Reihenfolge reifen mit dem Ergebnis, daß das älteste derselben an der Spitze des traubenförmigen Ovars zu liegen kommt. Im Stadium der Oozyte Iter Ordnung dringt 1 einziges Spermium ein. Eine Mikropyle scheint nicht vorhanden zu sein. Die Zahl der Chromosomen beträgt in der haploiden Phase 8 oder 9. Einen bestimmten Bau-Typus lassen die Eier nicht erkennen (Figur 451, 452). *Bei Lophopus* Dumortier wird eine viel größere Zahl von Ovarien als Knospen gebildet, aus denen Ooecien entstehen könnten. Diejenigen Eier, die keine Knospe zur Aufnahme und Bildung eines Brutsackes finden, gehen zugrunde (Figur 457).

Über die Entstehung des Hodens und der Spermien liegen Angaben von W. Reinhard (1882, 1885), von K. Kraepelin (1886), von F. Braem (1890, 1897) und von E. Marcus (1934) vor.

Der Hoden kann den Funiculus in seiner ganzen Ausdehnung überziehen. Frei bleibt nur die Strecke an der Leibeswand, wo die Statoblasten entstehen. Jedoch wurde Hoden auch in eine Entwickelungs-Reihe von Statoblasten ein-

geschaltet beobachtet. Bemerkenswert ist ferner, daß selbst ältere Knospen schon männliche Gonaden erzeugen und bis zur Bildung von Spermien bringen können.

Zur Vermeidung eines weitläufigen Textes sei das Studium der in Figur 453 reproduzierten Darstellung der Entwickelung von Spermien, wie sie E. Marcus gegeben hat, empfohlen. Ergänzend sei hinzugefügt, daß die Spermatogonien, ebenso auch die Spermatozyten, mit zugespitzten Ausziehungen entweder direkt am Funiculus sitzen oder sie sind untereinander zu Bündeln vereint. Nach der 2ten Teilung des Spermatozyten-Zustandes erscheinen die Spermatiden durch



Figur 453. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: ***A*** Spermatogonien, ruhend. ***B*** Spermatozyten Iter Ordnung, dichter Knäuel. ***C*** Dieselben, lockerer Knäuel. ***D*** Dieselben, Äquatorialplatte. ***E*** Spermatozyten IIter Ordnung. (*1*) dichter Knäuel; (*2*) lockerer Knäuel. ***F*** Dieselben, Äquatorialplatte. ***G*** Dieselben, Diaster. ***H*** Spermatiden. ***I*** bis ***Q*** Umwandlung der Spermatiden zu Spermien. (*en*) Mitochondrien; (*e*) Endstück; (*h*) Hauptstück, (*m*) Mittelstück des Spermium-Schwanzes. Vergrößerung 1200-fach. (Nach E. Marcus 1934)

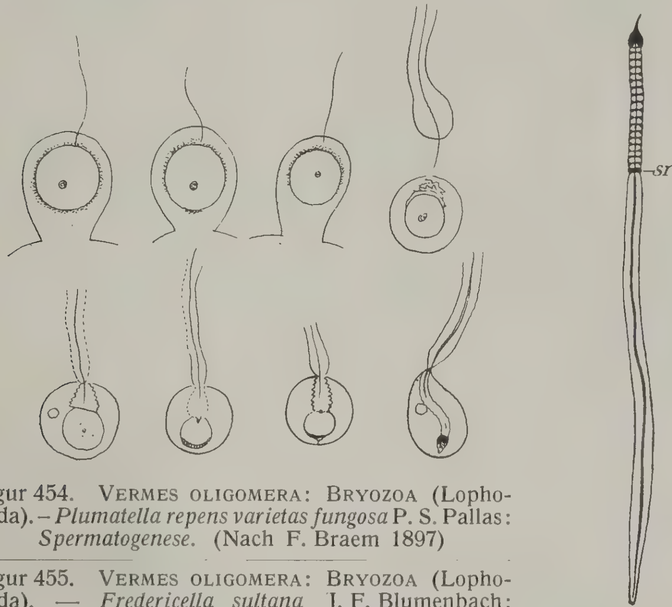
einen Zytophor verbunden, der aus ihren zugespitzten Fortsätzen hervorgeht. Nun erfolgt die Umbildung zu Spermien. Der Chromosomenbestand setzt sich jetzt aus 4 großen und 3 kleinen Doppelchromosomen-Paaren, aus einem größeren kugeligen und einem winzigen Element zusammen. Das ergibt die haploide Zahl von 8 oder 9 Chromosomen.

Die Umbildung des Spermatiden-Kernes in den Kopf und das Mittelstück des Spermiums ist aus den Bildern von F. Braem (1897) zu ersehen (Figur 454). Das Spermatozoon der Lophopoda ist im Vergleich zu dem *der Stelmatopoda* durch ein kurzes Perforatorium und Endstück gekennzeichnet. Die frei gewordenen, reifen Samenfäden werden schließlich von der Strömung der Leibeshöhlen-Flüssigkeit in alle Teile und Winkel der Mesosoma- und Metasoma-Höhle vertragen. Es darf deshalb nicht überraschen, wenn Spermien selbst im Gabelkanal und den Tentakel-Höhlen angetroffen werden (Figur 455). In welchem Zusammenhange die Spermien aller Bryozoen mit einem so gut ausgebildeten Perfora-

torium ausgestattet sind — da die Eier einer festen Hülle entbehren —, ist eine sich aufdrängende Frage.

Embryonalentwickelung

Embryonalentwickelung der Lophopoda. — Damit das Ei seine Embryonalentwickelung durchlaufen kann, muß es von einer Knospen-Anlage, bei der es aber nicht zur Erzeugung einer Darmschleife kommt, aufgenommen werden. Auf diese Weise wird die Knospe zum Ooecium oder in der Folge zum Uterus. Immer nur das älteste Ei das Ovariums kommt an die Reihe von einer Ooeciumknospe umwachsen zu werden. — Wie das geschehen mag, rechtfertigt eine neugierige Frage.



Figur 454. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). – *Plumatella repens varietas fungosa* P. S. Pallas: *Spermatogenese.* (Nach F. Braem 1897)

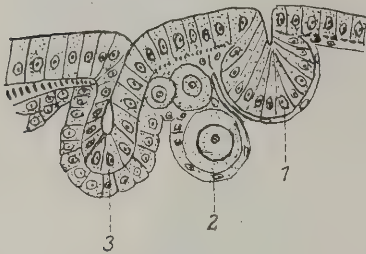
Figur 455. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Fredericella sultana* J. F. Blumenbach: *Spermium.* (*sr*) Schlußring. Vergrößerung 400-fach. (Nach F. Braem 1897)

Figur 455.

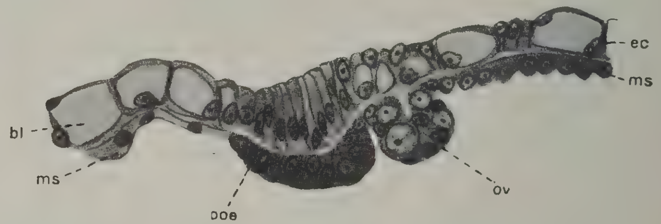
Bei Plumatella Lamarck und *Fredericella* Gervais liegt die Ooecienknospe ganz benachbart vom Ovarium. In diesen Fällen machen die Abbildungen von F. Braem (1897) den Eindruck, als ob durch einen Kontaktreiz das Umwachsen des Eies durch das äußere mesodermale Blatt der Knospe ausgelöst werden könnte. In beiden Fällen ist der ektodermale Anteil der Knospe groß und die Knospenhöhle steht zunächst noch in offener Verbindung mit der Außenwelt. Hingegen ist *bei Lophopus* Dumortier die Ooecienknospe nach außen geschlossen und das innere ektodermale Blatt ist nur durch wenige Zellen vertreten. Auch wird eine viel größere Zahl von Ovarien hervorgebracht, als Ooecienknospen, wie dies E. Marcus (1934) feststellen konnte. Die reifen Eier fallen zunächst in die Leibeshöhle, durchlaufen die Reifeteilungen und werden hier befruchtet. Allerdings bildet der genannte Forscher auch Schnitte durch Ovarien ab, in welchen bereits besamte Eier liegen (Figur 456, 457).

Die Aufnahme des Eies durch eine Ooecienknospe scheint *bei Lophopus* Dumortier so zu sein, daß die in die Leibeshöhle entleerten Eier vom Strome der Leibeshöhlen-Flüssigkeit herumgetragen werden und dann durch Zufall mit einer Ooecium-Anlage in Berührung treten. Dank chemischer Reize oder einem

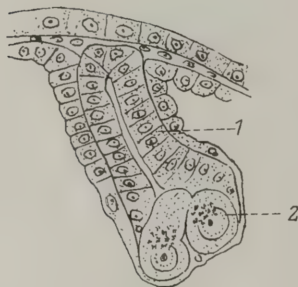
Agglutinationsvorgang könnte der erste Kontakt mit dem künftigen Fruchthalter zustande kommen. Vermutlich erfolgt nach eingetretener Berührung ein Umwachsen des Eies durch das mesodermale Knospenblatt. Der ektodermale Anteil der Ooeciumknospe unterliegt alsbald dem Schwunde.



Figur 456.



Figur 457.

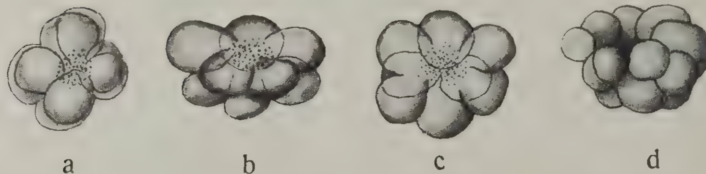


Figur 458.

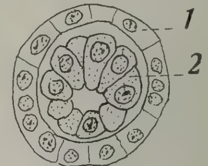
Figur 456. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Medianschnitt durch die Knospen-Region.* (*1*) Knospen-Anlage, die durch Aufnahme eines Eies zum Ooecium wird; (*2*) reifes Ei des benachbarten Ovariums; (*3*) Tochter-Knospe. Vergrößerung 330-fach. (Nach F. Braem 1897)

Figur 457. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Medianschnitt durch die Leibeswand eines Zoids mit Ooecium- und Ovarium-Anlage.* (*ec*) ektodermales Leibeswand-Epithel; (*bl*) Blasen-Zellen; (*ms*) Somatopleura; (*ooe*) Ooecium-Anlage; (*ov*) Ovarium. Vergrößerung 400-fach. (Nach E. Marcus 1934)

Figur 458. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Schnitt durch ein Ooecium.* (*1*) ektodermales Epithel (inneres Knospen-Blatt) der Ooecium-Knospe; (*2*) Embryo im 4-Zellen-Stadium. Vergrößerung 440-fach. (Nach F. Braem 1897)



Figur 459.



Figur 460.

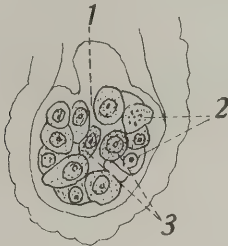
Figur 459. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Stadien der Furchung durch Rekonstruktion von Schnitten erhalten.* (Nach F. Braem 1897)

Figur 460. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Schnitt durch die Blastula.* (*1*) Ooecium-Wand; (*2*) Blastoderm. Vergrößerung 440-fach. (Nach F. Braem 1897)

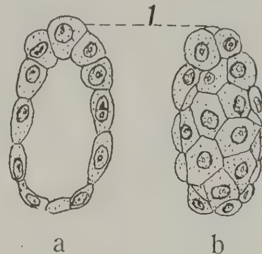
Die Feststellung dieser komplizierten Vorgänge der Embryonalentwickelung *bei Plumatella fungosa* Pallas und *Fredericella sultana* Blumenbach ist das Verdienst von F. Braem (1897, 1898).

Der Typus der Furchung könnte am ehesten als radiärer bezeichnet werden. Die ersten Furchen durchtrennen das Ei von *Plumatella* Lamarck anfangs nicht vollständig in annähernd gleichgroße Blastomeren (adäquale Furchung) und diese bleiben zunächst durch ein Mittelstück miteinander in Verbindung. Durch Auflösen desselben kommt es beim Fortschreiten der Blastomerie zur Bildung einer Zöloblastula, die aus ungefähr gleichgroßen 20 bis 24 Blastomeren aufgebaut

ist (Figur 458, 459, 460). In Anpassung an den beengten Raum im Ooecium nimmt die Blastula die Form eines Ovoids an. Nun ist der Augenblick für die Bildung des Entoderms und des Mesoderms gekommen. *Das ist bei Lophopoda eine kritische Frage.* Zu beobachten ist eine Proliferation und ein Einsinken von



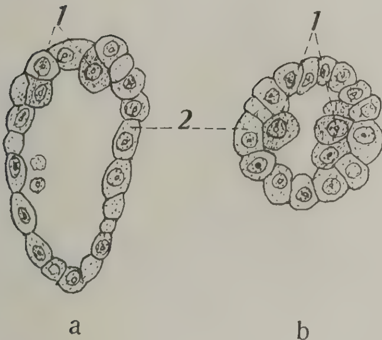
Figur 461.



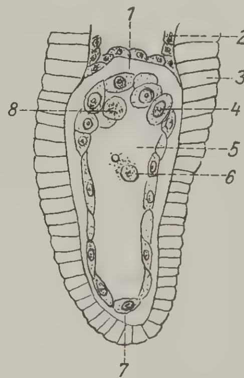
Figur 462.

Figur 461. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Schnitt durch die Gastrula.* (*1*) vegetativer Pol und Blastoporus, die Stelle, wo die Umwachsung der Entoderm-Zellen durch das Ektoderm erfolgt; (*2*) Ektoderm; (*3*) Entoderm. Vergrößerung 440-fach. (Nach F. Braem 1897)

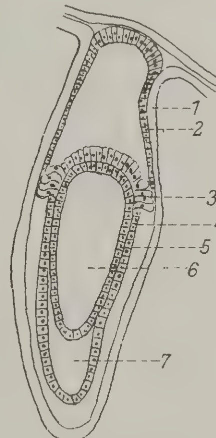
Figur 462. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *die Pseudoblastula.* ***a*** Medianschnitt; ***b*** Flächenansicht. (*1*) vegetativer Pol. Vergrößerung 440-fach. (Nach F. Braem 1897)



Figur 463.



Figur 464.



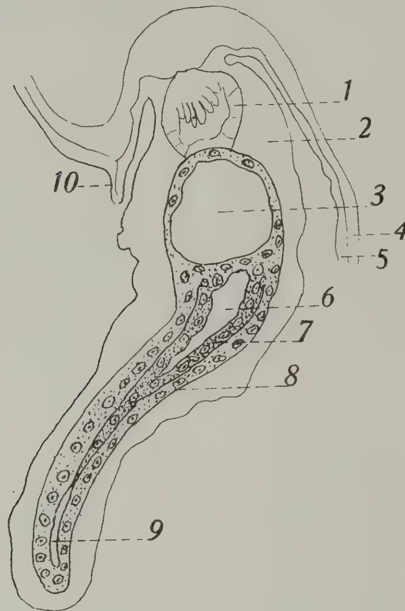
Figur 465.

Figur 463. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Mesoderm-Bildung durch Herausdrängen von Blastoderm-Zellen am vegetativen Pol in die Furchungs-Höhle.* ***a*** Medianschnitt; ***b*** Querschnitt. (*1*) Mesoderm-Zellen; (*2*) Ektoderm. Vergrößerung 440-fach. (Nach F. Braem 1897)

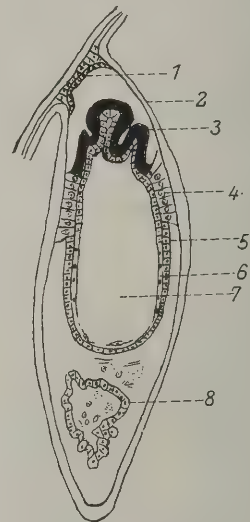
Figur 464. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Embryo im Ooecium.* Sagittalschnitt. Entstehung des Mesoderms. (*1*) Brut-Höhle des Ooeciums; (*2*) inneres ektodermales Knospen-Blatt; (*3*) äußeres mesodermales Knospen-Blatt des Ooeciums; (*4*) Proliferations-Stelle am vegetativen Pol des Embryos, wo Zellen in die primäre Leibes-Höhle (*5*) hineingedrängt werden; (*6*) degenerierende Zellen, sogenannte Binnen-Zellen als Reste abortiver (Entoderm-)Zellen der Pseudogastrula; (*7*) animaler Pol; (*8*) Mesoderm-Zelle in Teilung. Vergrößerung 440-fach. (Nach F. Braem 1897)

Figur 465. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *der 2-schichtige Embryo ist mit dem Ooecium durch die ringförmige Plazenta verbunden.* Sagittalschnitt. (*1*) ein äußeres, mesodermales Knospen-Blatt; (*2*) inneres ektodermales Knospen-Blatt des Ooeciums; (*3*) Plazenta vom Ektoderm des Embryos gebildet; (*4*) Ektoderm; (*5*) Mesoderm des Embryos; (*6*) das Zölom desselben; (*7*) Rest der primären Leibes-Höhle. Der Embryo ist jetzt in bezug auf die Bildungs-Potenzen der Leibes-Wand des Zoids gleichwertig. Vergrößerung 120-fach. (Nach F. Braem 1897)

Zellen an der einen gegen die Leibeswand zugekehrten Kuppe der Blastula. Damit ist dieser Pol als der vegetative gekennzeichnet. Das Ergebnis dieses Vorganges im Stadium von 32 bis 36 Zellen ist eine epibolische Gastrula (Figur 461). Das so gebildete, nach F. Braem funktionslose Endoderm unterliegt merkwürdigerweise der Rückbildung. Das hat zur Folge, daß nur eine 1-schichtige Zellblase aus 20 bis 42 Zellen übrig bleibt. Dieses Stadium wird als Pseudoblastula bezeichnet (Figur 462). Und nun läßt sich am vegetativen Pol des Embryos ein Herausdrängen von Zellen feststellen, die schließlich die Zellblase bis auf einen Rest am animalen Pole epithelartig auskleiden. Damit ist das Mesoderm *der Lophopoda* gebildet (Figur 463, 465, 466).



Figur 466.



Figur 467.

Figur 466. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Fredericella sultana* J. F. Blumenbach: *Sagittalschnitt durch den Embryo.* (*1*) ektodermales Epithel des Ooeciums; (*2*) mesodermales Epithel des Ooeciums; (*3*) obere Furchungs-Höhle des Embryos; (*4, 5*) Leibes-Wand des Mutter-Zoids; (*6*) Zölom des Embryos; (*7*) Mesothel; (*8*) Ektoderm; (*9*) untere Furchungs-Höhle des Embryos. Vergrößerung 330-fach. (Nach F. Braem 1908)

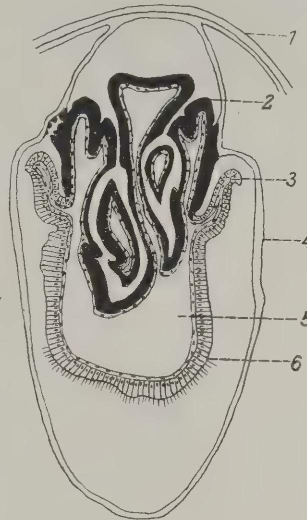
Figur 467. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Sagittalschnitt durch den Embryo. Knospung am Embryo.* (*1*) Rest des aufgelösten inneren, ektodermalen Knospen-Blattes des Ooeciums; (*2*) das äußere, mesodermale Knospen-Blatt, das nun allein als Uterus den Embryo beherbergt; (*3*) Knospungs-Zone am vegetativen Pol, von dem aus vorher die Bildung des abortiven Entoderms erfolgte; (*4*) Plazenta; (*5*) Ektoderm; (*6*) Mesoderm; (*7*) Zölom; (*8*) Rest des abgestoßenen Ektoderms am vegetativen Pole. Vergrößerung 120-fach. (Nach F. Braem 1897)

Das, was sich in diesem Stadium an Schnitten sehen läßt, wurde in verschiedener Weise ausgedeutet. Entweder es würde das Entoderm gebildet werden, ohne daß es aber bestehen bleibt, und nachher käme es zur Zeugung von Mesoderm oder das in das Blastozöl gelangende Zellmaterial vertrete Entoderm und Mesoderm zusammen, gleichsam eine Summierung organbildender Potenzen beider Keimblätter. Die 3te Möglichkeit wäre die, daß die in Rede stehende Zellmasse nur Mesoderm wäre und daß die Bildung von Entoderm überhaupt ausfiele. Der 1te und 2te Fall ließen sich zusammenlegen und diese Auffassung würde vielleicht am meisten befriedigen, um die Rätsel der Entwickelung *der Bryozoen* und im

vorliegenden Falle *der Lophopoda* etwas verständlicher zu machen. Zu diesem Punkte möchte noch bemerkt werden, daß die Verfolgung der basagten Vorgänge nicht unmittelbar und kontinuierlich am Objekte, wie etwa die Furchung *des Seeigel-Eies* möglich ist. Der Untersucher ist vielmehr auf den Zufall angewiesen, was ihm Schnittserien durch ein meist nicht großes Material bieten.

Ergänzend muß noch hinzugefügt werden, daß das Mesoderm die Ektodermblase merkwürdigerweise nicht vollständig auskleidet, weil ihr Anteil am animalen Pol der Zurückbildung unterliegt (Figur 465, 466).

Zur selben Zeit wird der Embryo durch Wucherung des Ooecium-Mesoderms in einer ringförmigen Zone fixiert (Figur 467). Diese Bildung wird als Plazenta und das Ooecium von nun ab als Uterus bezeichnet. Da die Ektoderm-Schicht des Ooeciums vollständig zurückgebildet ist, stellt der Uterus einen nur aus dem äußeren (mesodermalen) Knospenblatt bestehenden Sack dar. Der Embryo selbst kann jetzt mit seinem ektodermalen und mesodermalen Part der Leibeswand eines Lophopoden-Individuums gleichwertig gehalten werden. Somit erfolgt im Werdegang der Embryonalentwickelung zuerst die Bildung der Körperwand. Die Weiterentwickelung geschieht dann so, daß an dieser in derselben Weise, wie bei der zooecialen Knospung der Darm-Komplex angelegt wird und zwar entstehen *bei Plumatella* Lamarck am vegetativen Pole an 2 symmetrisch gelegenen Stellen des Embryos 2 Knospen-Anlagen, *bei Fredericella* Gervais aber nur eine. Dieser Vorgang leitet sich damit ein, daß an der Körperwand des Embryos durch Zellwucherung eine Verdickung des ektodermalen Epithels (inneres Knospenblatt) auftritt. Beim Fortschreiten der Proliferation bildet sich eine massive, in die Leibeshöhle hineinragende Protuberanz, die aus einem Kern von ektodermalem Zellmaterial (inneres Knospenblatt) und aus einer äußeren Hülle von somatischem Mesoderm (äußeres Knospenblatt) besteht. Aus der einen oder den 2 Knospen Anlagen gehen schließlich 1 oder 2 Darm-Komplexe hervor (Figur 468).



Figur 468. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Bildung des Darm-Komplexes durch Knospung und der Mantelfalte.* Sagittalschnitt. (*1*) Körper-Wand des Zoids; (*2*) Mündung der aus Knospen entstandenen jungen Zoide; (*3*) Mantelfalte, welche das Gebiet des ehemaligen vegetativen Poles umwächst und damit die jungen Zoide während des pelagischen Lebens der Lophopoden-Larve schützt; (*4*) Uterus; (*5*) Zölom der Larve; (*6*) ektodermales, mit Wimpern ausgestattetes Epithel der Larven-Leibeswand. Vergrößerung 90-fach. (Nach F. Braem 1897)

Diese Bildung wird damit eingeleitet, daß sich der Ektodermpart nach einer epithelartigen Anordnung seiner Zellen zu dem primären Knospensäckchen aushöhlt. Weiterhin buchten sich an diesem Säckchen 2 getrennte Divertikel als 1te Anlagen des Darmes ein. Aus dem einen Divertikel geht der Pharynx, der Ösophagus und Magen und aus dem 2ten das Rektum hervor. An dem Steg zwischen beiden Darm-Anlagen entsteht aus einer grubenartigen Einsenkung des inneren Knospenblattes das Zerebralganglion.

Das äußere, mesodermale Knospenblatt liefert den peritonealen Überzug

und den Funiculus des Darmes und seine Muskulatur. Von dem inneren Knospenblatt wird also die epitheliale Auskleidung des ganzen Darmrohres geliefert. Aus diesem Grunde fehlt bei den Lophopoden die entwickelungsgeschichtliche Grundlage für die Unterscheidung eines Vorder-, Mittel- und Hinterdarmes. Diese Termini wären aber vom vergleichend-anatomischen Standpunkt zulässig.

In dem geschilderten Zustand ist der Embryo, der nun Larve genannt wird, noch nicht reif, um die Brutkolonie zu einer selbständigen, schwimmenden Lebensführung verlassen zu können. Die Larve erhält nämlich noch eine Schutzhülle durch eine Ringfalte, welche nach vorn um die Bildungs-Region der Darm-Komplexe wächst und diese mantel- oder amnionartig umhüllt. Währenddem kommt es zum Schwunde der Plazenta. Die Lophopoden-Larve ist dadurch vom Uterus losgelöst und rotiert in diesem mittels ihres Wimperkleides (Figur 469).

Nun kommt der Moment der Geburt der Larve, die durch Dehiszenz der Leibeswand der Mutterkolonie möglich wird. Selbst mit unbewaffnetem Auge läßt sich verfolgen, wie die Larven als ovoide, weiß erscheinende Lebensformen an der Oberfläche der Kolonie auftauchen und in Spiraltouren wegschwimmen. Bei den zum Ausschwärmen reifen Larven erfolgt noch ein anderer Bildungsvorgang von großer biologischer Bedeutung, nämlich die erste Anlage der Statoblasten, die isolierte und in Chitinhüllen geschützte Knospen darstellen.

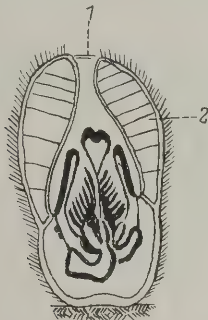
Die reife Lophopoden-Larve läßt eine polare Differenzierung ihres Körpers dadurch erkennen, daß sie stets mit dem hinteren Pol voranschwimmt und dieser Pol ist durch eine Epithelverdickung ausgezeichnet, die das nervöse Zentrum für die Tätigkeit ihres Wimperkleides sein soll. Am Gegenpol liegt die Öffnung der Mantelduplikatur (Mantelfalte).

Das Ziel der freischwimmend gewordenen Larve ist das Auffinden eines zur Ansiedlung geeigneten Platzes und die Festsetzung zur Gründung eines neuen Bryozoen-Staates. Dieser Vorgang wird damit eingeleitet, daß sich die Larve mit dem hinteren nervös veranlagten Pol an das Substrat anschmiegt und mittels Sekret — wohl nur vorübergehend — anheftet, während der vordere Teil mit den Darmschleifen aus der Mantelduplikatur hervorgepreßt wird. Dabei krempelt sich der Mantel so weit um und ein, bis dessen Innenfläche mit der Unterlage in Berührung kommt. Schließlich verschwindet der umgekrempelte Mantel und die Leibeswand der hinteren Hälfte der Larve in einer Einstülpung der Körperwand an der Kontaktfläche (Fußplatte) mit der Unterlage und unterliegt der Auflösung. An Stelle der Larve ist nun eine junge Lophopoden-Kolonie am Substrat festgekittet und verankert (Figur 469, 470).

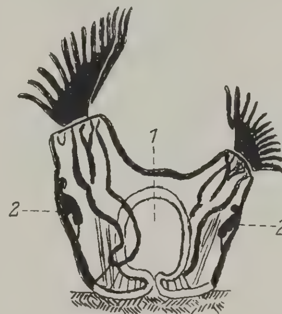
Was bisher noch nicht erwähnt wurde und was bedeutungsvoll erscheint ist das, daß es nicht bei der Bildung von 1 oder 2 Darmschleifen oder Zoiden bleibt, sondern, daß ehe noch diese ganz fertig sind, sich schon neue Knospen als Tochter- und Enkel-Knospen an der Oralseite der Eltern-Individuen anmelden. Das demonstriert, wie früh und in welchem Umfange die Vermehrung durch Knospung das Geschick dieses Tier-Typus bestimmt. Beachtenswert ist ferner der Umstand, daß sämtliche den Primärknospen folgenden Knospenreihen in bezug auf ihr embryonales Zellenmaterial auf jene zuerst gebildete zurückzuführen sind. Nach F. Braem beruht die Knospung auf einer Lokalisation embryonalen Zellmaterials und die sich bei den Vorgängen abspielenden Invaginationsvorgänge faßt er als eine sich in jeder Knospe wiederholende Gastrulation auf. Die wechselvollen

Lebensverhältnisse des Festlandes und Süßwassers lassen diesen Modus der Entwickelung in Verbindung mit der Bildung von Knospen als sehr zweckmäßig erscheinen.

Ein Rückblick über die Entwickelungsgeschichte der Lophopoda läßt erkennen, daß sie durch manche Besonderheit von dem Normalschema der Entwickelung der Coelomaten abweicht. Das Ei kann zunächst, auf sich selbst angewiesen, nicht in die Entwickelung eintreten. Es bedarf zu dem Zwecke eines besonderen Milieus und dieses wird ihm durch eine Knospen-Anlage geboten. Die geschützte Situation, zugeführte Nahrung und die hormonale Leitung des Entwickelungsganges von seiten der Mutter-Kolonie kennzeichnen diese Form der Entwickelung.



Figur 469.



Figur 470.

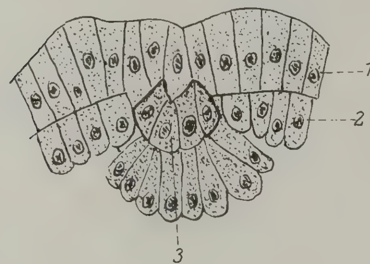
Figur 469. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Medianschnitt durch eine mit dem aboralen Pol festgesetzte Lophopoden-Larve.* (*1*) Öffnung des Mantels; (*2*) Mantel. Vergrößerung 25-fach. (Nach F. Braem 1897)

Figur 470. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Umkrempelung des Mantels und definitive Festsetzung des jungen Zoariums.* (*1*) nicht bestehenbleibender Hohlraum durch Umkrempelung des Mantels am aboralen Pol; (*2*) an der Oralseite der Zoide entstehen Knospen-Zonen. Vergrößerung 25-fach. (Nach F. Braem 1897)

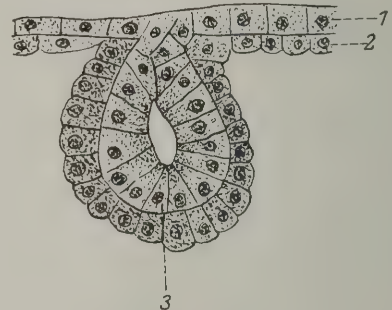
Besonders hervortretend und beachtenswert ist bei der Entstehung der Keimblätter die Erscheinung, daß zwar ein inneres Keimblatt angelegt wird, daß es aber alsbald durch Rückbildung wieder verlustig wird. Damit erscheint also lediglich eine Tradition des Entwickelungsganges erfüllt zu werden. Das Verschwinden dieses transitorischen Entoderms dürfte durch einen Abbauprozeß erfolgen.

Im Anschluß an die Bildung der Keimblätter wäre das Entstehen einer Larven-Form etwa vom Typus einer Trochophora zu erwarten. Das ist aber nicht der Fall und nicht einmal andeutungsweise sind Eigenschaften einer solchen zu finden. Der Entwickelungsgang verzichtet vielmehr auf ein solches stammesgeschichtliches Zwischenstadium. Der normale Weg wird einfach abgebrochen und die Erfüllung des Zieles, das ist die Schaffung neuer Individuen wird durch das einfachere Prinzip der Knospung erreicht, für deren erfolgreichen Ablauf weit weniger Voraussetzungen notwendig sind, als für die 2-geschlechtliche Fortpflanzung. Daraus ergibt sich das Bemerkenswerte, daß auch bei den Lophopoda die zeitliche Zusammenlegung von mixtischer und ungeschlechtlicher Fortpflanzung ebenso wie bei *den Stelmatopoda* an Boden gewonnen hat.

Das 1te Verfahren der Embryogenie sorgt für die Schaffung der Leibeswand und das 2te, das der Knospung, für die Entstehung des Organkomplexes des Zoids. Hierbei ist bemerkenswert, daß zur Anlage des Mitteldarmes scheinbar entodermales Zellenmaterial fehlt, da das Epithel des Magens aus dem Ektoderm der embryonalgebildeten Leibeswand hervorgehen muß. Für eine Erklärung dieses Umweges läßt sich jedoch ein Ahnen und Verstehen finden. Um einen Gedankengang anzudeuten, sei zunächst auf die bestimmte Orientierung des Embryos im Uterus hingewiesen. Diese ist dadurch unzweideutig gegeben, daß der Proliferationspol für die Bildung der Keimblätter der Leibeswand der Mutterkolonie zugekehrt ist. Es ist nun das gleiche Gebiet, in welchem später die Bildungs-Zone für die Darmknospen liegt. Könnte es nicht sein, daß an diesem vegetativen Pole der Larve Zellenmaterial mit Bildungspotenzen des Entoderms deponiert ist,



Figur 471. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Schnitt durch eine Knospen-Anlage an der Leibeswand des Zoids.* (*1*) ektodermales Körper-Epithel; (*2*) Somatopleura; (*3*) Proliferation des Körper-Epithels und des Peritoneums als 1te Anlage der künftigen Knospe. Vergrößerung 500-fach. (Nach E. Herwig 1913)



Figur 472. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Schnitt durch eine Knospen-Anlage an der Leibeswand des Zoids.* (*1*) ektodermales Körper-Epithel; (*2*) Somatopleura; (*3*) das innere Knospen-Blatt bildet ein Säckchen, das von mesodermalen Zellen umgeben ist. Vergrößerung 500-fach. (Nach E. Herwig 1913)

das erst bei der Entstehung des Mitteldarmes in Aktion tritt? Auf diesem Wege würde das Erbgut des Eies doch in direkter Linie seine auf den Ganzheitsplan abzielenden Bildungspotenzen erfüllen können. Dieser Gedankengang möge eine Ergänzung zu den oben berührten Anschauungen F. Braems sein.

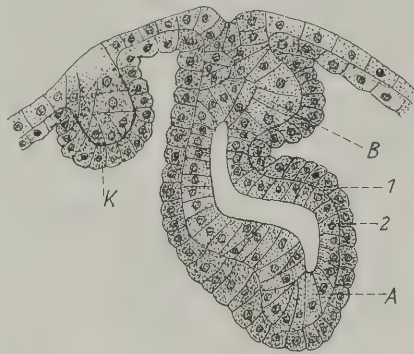
Knospung

Ungeschlechtliche Vermehrung durch Knospung an der Körperwand der Kolonie. — Die rasche Vergrößerung einer Lophopoden-Kolonie wird durch die Bildung neuer Individuen auf dem Wege der Knospung an der Leibeswand ermöglicht. Es gilt doch, die kurze Vegetationszeit am Festland und Süßwasser auszunützen, um mit Hilfe zahlreicher Zoiden aus dem Lebensraum Baumaterial für die Erzeugung von Geschlechts-Produkten zu erwerben.

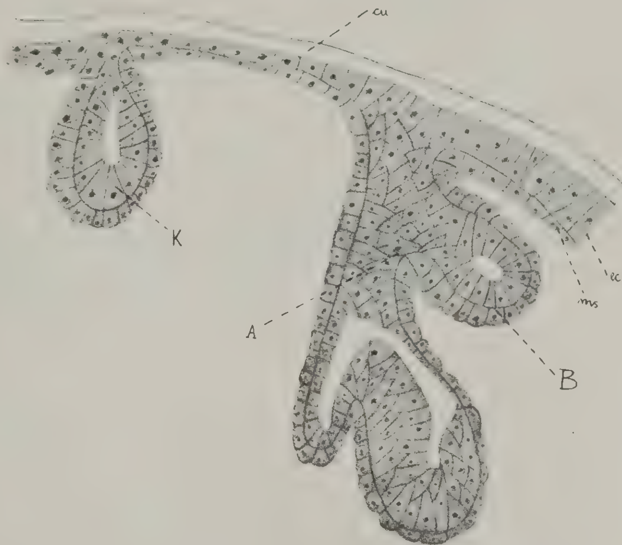
Die Methode, nach welcher Knospen *bei den Süßwasser-Bryozoen* gebildet werden, wurde in großen Zügen bereits bei der Schilderung der Organisation der Larve besprochen. Ergänzend wäre noch folgendes zu sagen.

Die Knospe erscheint in ihrer ersten und frühesten Anlage an der Leibeswand als eine Verdickung, welche auf eine Zellvermehrung des Epithels und der Somatopleura zurückzuführen ist. Der ektodermale Anteil wird in der Literatur als inneres, der mesodermale als äußeres Knospenblatt bezeichnet. Die Zellen

der Ektodermkomponenten ordnen sich im Gange der Knospen-Entwickelung epithelartig an und bilden durch die gegenseitige Druckwirkung ein nach außen abgeschlossenes Epithelsäckchen (Figur 471, 472). Infolge weiterer Zellvermehrung weitet sich dieses Säckchen noch aus und alsbald erfolgt eine Einfaltung an seinem Boden. Durch diesen Vorgang entstehen 3 Divertikel, aus welchem die Darmschleife und das Zerebralganglion hervorgeht. Die der kolonialen Leibeswand am nächsten liegende Tasche ist der künftige Vorraum, das Atrium. Aus der 2ten Tasche geht der Pharynx, der Ösophagus und der Magen hervor und aus der 3ten das Rectum. Diese ganze, aus dem ektodermalen Zellmaterial entstandene Darm-Anlage besitzt eine mesodermale Überkleidung. Es bedarf jetzt nur der Aufdifferenzierung aller dieser Teile, daß aus ihnen ein vollständiges Zoid hervorgehen kann. Der Darm zum Beispiel wird dadurch zu einem durchgängigen und U-förmig gebogenen Rohr, daß sich die blinden Enden der beiden divertikelartigen Darm-Anlagen miteinander vereinen. An dem Steg zwischen den Darmtaschen wird durch eine grubenartige Einsenkung des ektodermalen Epithels die Anlage des Zerebralganglions geschaffen, die sich zum Gehirnbläschen schließt und unter das Epithel sinkt (Figur 473 bis 475).



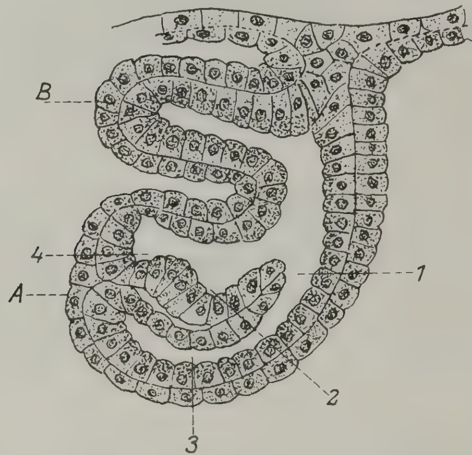
Figur 473. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Schnitt durch eine Doppelknospe* (*A*, *B*) *und eine analwärts entstandene jüngere Knospe* (*K*). (*1*) mesodermales Blatt der Knospe; (*2*) inneres ektodermales Knospen-Blatt. An dem Knospen-Säckchen geht aus der Bucht bei (*A*) der Enddarm, aus der darüberliegenden der orale Anteil des Darm-Rohres hervor. Vergrößerung 400-fach. (Nach E. Herwig 1913)



Figur 474. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Medianschnitt durch eine Doppel-Knospe.* Bei der Knospe (*A*) geht aus dem rechten Divertikel des inneren Knospen-Blattes der orale Teil, aus dem linken der anale Teil des Darm-Rohres hervor. (*B*) Tochter-Knospe; (*cu*) Kutikula; (*ec*) ektodermales Leibeswand-Epithel; (*ms*) Somatopleura; (*K*) selbständige Knospe. (Nach E. Herwig 1913)

Das Tempo der Knospenbildung erhellt aus dem Befunde von F. Braem (1897), nach welchem jede Knospe noch während der eigenen Entstehung an ihrer Oralseite aus sich selbst in der Regel noch 2 Tochter-Knospen hervorbringt (Figur 475). Bei jeder dieser Tochter-Knospen wiederholt sich der gleiche Vorgang. Diese Regel

F. Braems scheint jedoch nicht durchgängig zu sein. Denn E. Herwig (1913) fand bei seinen Studien über die Knospung bei Bryozoen, daß Knospen auch für sich allein, also unabhängig von einer älteren und auch an Stellen entstehen können, die entfernter von der 1ten Darm-Anlage einer Larve liegen. Durch diesen Befund findet ferner auch die Annahme F. Braems, nach welcher alle Zoiden einer Kolonie auf ein einziges Knospen-Individuum zurückzuführen wären, eine Einschränkung. Eine weitere Folge besagter Beobachtung wäre, daß *bei Plumatella* Lamarck 2 Arten von Knospen zu unterscheiden sind, nämlich solche, welche sich ableiten von älteren Knospen (Prinzip der oralseitigen Doppelknospen) mit der Kontinuität des Keimplasmas des Eies, und solche, welche selbständig an der Koloniewand, jedoch an der Analseite von Knospen ihren Ursprung nehmen (Figur 474, *K*).



Figur 475. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Knospung an der Leibeswand des Zoids.* (*A*) Mutter-Knospe; (*B*) Tochter-Knospe. (*1*) künftiger After; (*2*) Einsenkung für die Bildung des Zerebralganglions; (*3*) Anlage des Rectums; (*4*) Anlage vom Pharynx, Ösophagus und Magen. Vergrößerung 440-fach. (Nach F. Braem 1890)

Sehr beachtenswert ist als einziger Fall im Kreise *der Lophopoda* die Erzeugung eines Stolos oder einer stoloartigen Bildung *bei Stephanella hina* A. Oka (A. Oka 1908), an welcher aufrechtstehende Zoide durch Knospung entstehen (Figur 602).

Die Normen für die Bildung und Anordnung der Knospen *bei den Lophopoda* sind einfach im Vergleich zu den *Stelmatopoda*, und zwar deshalb, weil es nicht zur Ausbildung eines Polymorphismus gekommen ist. Es läßt sich vermuten, daß der starke Wechsel in den äußeren Lebensfaktoren am Festlande und die kurze Vegetations-Periode gegenüber einer langen Ruhezeit eher eine Beschränkung der Formung bewirken mag.

Statoblastenbildung

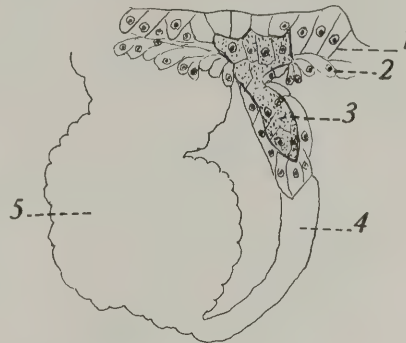
Bildung von Statoblasten. — Die oikologischen Verhältnisse in den Süßwässern der gemäßigten Breite bringen es mit sich, daß Lophopoden-Kolonien im Winter absterben, in den Tropen setzt wieder die Hitze und Trockenzeit eine Begrenzung ihrer Lebensbetätigung. Die Weitererhaltung dieser Tiere über die Zeit der Unterbrechung aktiven Lebens gewährleisten die Statoblasten. Dem Wesen nach ist ein Statoblast nichts anderes als ein Keimlager zur Erzeugung von Zoid-Knospen. Daraus ergibt sich mit Notwendigkeit, daß der Statoblast aus einem ektodermalen und einem mesodermalen Anteil besteht. Zum Schutze erhält dieses Keimlager eine Chitinhülle.

Die ersten Vorgänge zur Bildung eines Statoblasten fallen in frühe Stadien der Entstehung einer Zoid-Knospe. Diese 1ten Vorgänge bestehen in dem Einwachsen von Zellmaterial der Epidermis in das distale Ende des eben erst sich entwickelnden Funiculus einer Knospe, welcher als solcher nur aus Zellen mesodermaler Herkunft besteht (Figur 476).

Die intimeren Vorgänge der Bildung der Statoblasten, über welche W. von

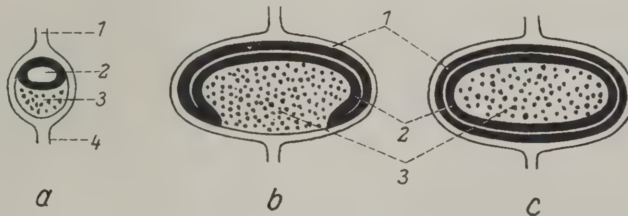
Buddenbrock (1910) besondere Studien anstellte, sind folgende. In die Ursprungsstelle des Funiculus an der Leibeswand gelangen Gruppen von embryonalen Zellen aus dem Körper-Epithel durch die Schubwirkung infolge ihrer Proliferation. Die an der Tete dieser Zellprozession befindlichen Elemente beginnen sich zu einer hohlen Zellkugel zu ordnen. Auf diese Weise ist der zystogene Anteil als ektodermale Komponente des späteren Statoblasten hergestellt.

Die Anlage eines Statoblasten liegt im Funiculus vorerst ganz nahe der Körperwand. Die erste zystogene Zellkugel ist dagegen schon distant vom Ursprungsort anzutreffen. Diese Lageveränderung erfolgt jedoch nicht etwa durch ein selbständiges Wandern, sondern ist durch das Längenwachstum des Funiculus bedingt.



Figur 476. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *Entstehung des Funiculus in einem frühen Knospen-Stadium.* (*1*) ektodermales Körper-Epithel; (*2*) Somatopleura; (*3*) ektodermaler Anteil der künftigen Statoblasten; (*4*) Funiculus; (*5*) Knospe. Vergrößerung 400-fach. (Nach W. von Buddenbrock 1910)

Beim weiteren Verfolgen der bezüglichen Bildungsvorgänge ist festzustellen, daß sich mit dem zystogenen Anteil als 2te Komponente ein mesodermaler Anteil, nämlich die Bildungsmasse, zum künftigen Statoblasten verbindet. Selbige wird vom Gewebe des Funiculus geliefert und von jener ektodermalen Zellenblase umwachsen. Die oberflächlichen Zellen der Bildungsmasse ordnen sich dann an der Innenseite der inneren Zellblase nach Art eines Epithels an. Die zentrale

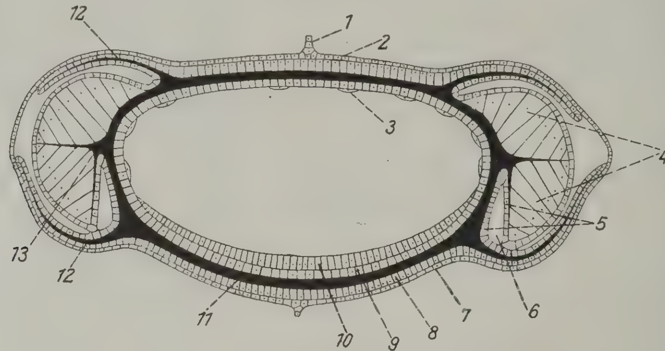


Figur 477. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Schematische Darstellung der Entstehung der Statoblasten im Funiculus.* **a** (*1*) Funiculus; (*2*) ektodermaler zystogener Anteil; (*3*) mesodermaler Anteil des künftigen Statoblasten; (*4*) mesodermaler Anteil des Funiculus. — **b** Stadium der Umwachsung des mesodermalen Anteiles (*3*) durch den ektodermalen. — **c** Die Umwachsung ist vollendet. Am ektodermalen Part ist ein äußeres (*1*), das die Chitin-Hülle des Statoblasten erzeugt, und ein inneres Blatt (*2*), das künftige ektodermale Epithel der Leibeswand des Statoblasten-Zoariums liefert, zu unterscheiden. (Nach W. von Buddenbrock 1910)

Partie der Bildungsmasse wird in Dotter umgewandelt. Damit ist die Bildungsstätte, das ist die Keimhaut für die Entstehung künftiger Statoblasten-Knospen als genaues Homologon von Zoid-Knospen geschaffen. Das sind die grundlegenden Momente in der Entstehungsgeschichte des Statoblasten. Die dabei einhergehenden Differenzierungen sind genug kompliziert, haben aber mehr die Bedeutung interessanter Detailarbeit. Die knappe Schilderung der Bildungsweise der Statoblasten möge eine Ergänzung durch die Abbildungen in Figur 477 finden.

Lehrreich für den Aufbau des fertigen Statoblasten ist sein Querschnitt. Außen bildet zunächst das somatische Peritoneum des Funiculus eine transitorische Hülle. Nun folgt die äußere zystogene Schicht, die durch Verhornung die Schutzhülle des Statoblasten liefert; die 3te und 4te Schicht ist das Wesentliche an diesen Dauerkeimen, nämlich nichts anderes als ein Stück isolierter Leibeswand. Ja es handelt sich eigentlich um die Körperwand der aus dem Statoblasten hervorgehenden jungen Kolonie, deren Leibeshöhle zunächst mit Dottermaterial erfüllt ist (Figur 478).

Die meisten der Lophopoden-Gattungen erzeugen in ihrem Funiculus mehrere Statoblasten, *die Gattung Cristatella* Cuvier dagegen nur einen einzigen.



Figur 478. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Cristatella mucedo* G. Cuvier: *Medianschnitt durch einen fertigen Statoblasten.* (*1*) Funiculus; (*2*) peritonealer Überzug des Statoblasten; (*3*) mesodermale Zellen; (*4*) Schwimm-Ring; (*5, 6*) Ring-Falte; (*7*) peritonealer Überzug der Unterseite des Statoblasten; (*8*) äußeres Epithel, zystogene Schicht; (*9*) inneres Blatt desselben; (*10*) mesodermales Epithel; (*11*) Chitin-Skelett; (*12*) Rand-Dorn; (*13*) Verstärkungs-Leiste des Schwimm-Ringes. (Nach W. von Buddenbrock 1910)

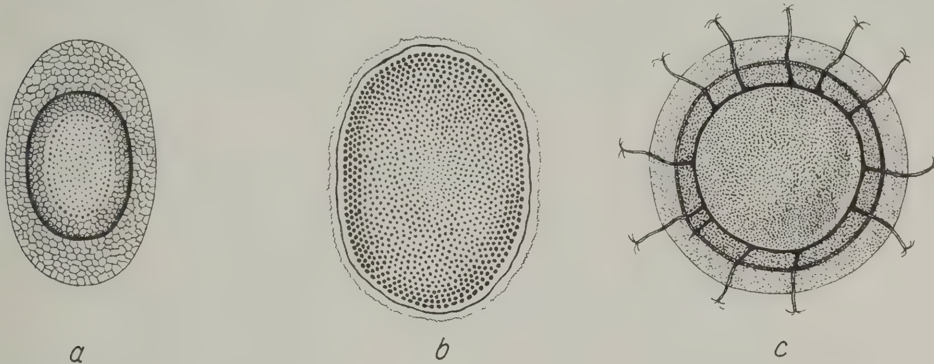
Die chitinige Schutzhülle verleiht dem Statoblasten durch Farbe und Form einen bestimmten Gattungs- und artkonstanten Charakter. Deshalb werden die Statoblasten zur Aufstellung systematischer Unterschiede herangezogen. Aber auch vom Standpunkt der Biologie verdienen diese Dauerknospen vielfaches Interesse und in dieser Richtung liegt ihre eigentliche Bedeutung.

Mit der Verhornung der Zellen der zystogenen Schicht des Statoblasten geht der Schwund des Zellplasmas einher. In die durch Chitinisierung starr gewordenen Zellwände kann Luft aufgenommen werden. Dadurch werden Schwimmringe erzeugt, dank welchen die Statoblasten nach dem Absterben und dem Zerfall der Kolonie an die Wasseroberfläche aufsteigen. Das fließende Wasser, der Wind, wandernde Tiere vertragen die Keime und sorgen so für die horizontale Ausbreitung *der Süßwasser-Bryozoen.* Unterstützt werden die Transportmöglichkeiten *bei Cristatella* Cuvier, *Pectinatella* Leidy und *Lophopodella* A. Hyatt noch durch die Ausbildung von Chitinhaken. Bei den sogenannten sitzenden Statoblasten entstehen keine Schwimmringe und infolgedessen bleiben sie am Ort ihrer Entstehung liegen. Sie sichern dadurch einer künftigen Generation eine Örtlichkeit mit günstigen Lebensbedingungen (Figur 479).

Die im Funiculus fertig gebildeten Statoblasten durchbrechen schließlich ihren peritonealen Überzug und gelangen in die Leibeshöhle. Aber erst nach dem Absterben und dem Untergang der Kolonie werden sie frei. Die Menge von erzeugten Statoblasten des Bryozoen-Bestandes beispielsweise eines Teiches kann eine

sehr große sein. Von diesem Produktionsluxus kann die Größe des Auswurfes am Strande der Gewässer eine Vorstellung geben, wenn er handhohe Wälle bildet, die zum größten Teil aus Statoblasten und aus Cladoceren-Ephippien bestehen.

Die bedornten Statoblasten von *Cristatella* Cuvier und *Pectinatella* Leidy variieren ziemlich stark in bezug auf ihre Größe und die Zahl und Form der Dornen. C. B. Davenport (1900), F. Braem (1912), A. P. Henchmann & C. B. Davenport (1913) haben diese Erscheinung auf ihre Ursächlichkeit untersucht. Die 2 amerikanischen Forscher stellten *bei Pectinatella* Leidy auf Grund der Eigenschaften der Statoblastenhaken mittels der statistischen Methode Rassen oder Biotypen



Figur 479. Vermes oligomera: Bryozóa (Lophopoda). — *Statoblasten* ***a*** von *Plumatella princeps varietas spongiosa* P. S. Pallas mit Schiwmm-Ring; ***b*** sitzender, schwimmringloser Statoblast *derselben Art*, Vergrößerung 60-fach; ***c*** von *Cristatella mucedo* G. Cuvier mit Schwimmring und Rand-Dornen, Vergrößerung 40-fach. (Nach K. Kraepelin 1887)

fest und führten diese Erscheinung auf eine erbliche Tendenz zurück. F. Braem dagegen ist der Meinung, daß die Erscheinung der Variabilität der Statoblasten in Abhängigkeit verschiedener innerer und äußerer Faktoren steht. Als solche macht er verantwortlich das Alter und die Vitalität der Kolonien, die Qualität und Quantität der Nahrung, Temperaturschwankungen und anderes mehr. Auch hat er Beziehungen zwischen der Zahl der Dornen und der Größe der Statoblasten insofern gefunden, als solche mit größerer Dornen-Zahl kleiner waren. Die hier berührte Frage bedarf wohl noch weiterer Studien zu ihrer Klärung.

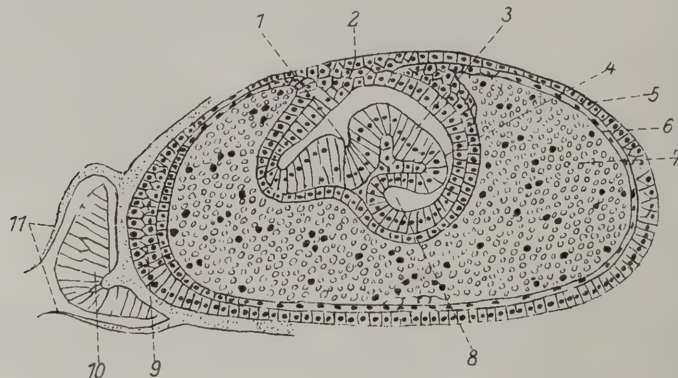
Aber nicht allein solche Bildungen wie die Randdornen unterliegen Abänderungen und einem Schwanken um Mittelwerte. Dies gilt überhaupt für die Form und Größe der Statoblasten. Form und Größe scheint in erster Linie durch die Raumverhältnisse in der Leibeshöhle oder von der lichten Weite der Hornröhren bestimmt zu werden. Stehen die Röhren distant, dann behindert nichts das Zustandekommen der maximalen Weite. Anders ist es allerdings bei enger und gedrängter Lagerung. In solchem Falle wird der gegenseitig ausgeübte Druck durch die aufgezwungene Prismengestalt der Wohnröhren ersichtlich.

Knospung des Statoblasten

Auskeimen des Statoblasten. — Während der Vegetationsruhe schläft das Leben im Statoblasten. Dabei überdauert er unbeschadet alle jene Fährlichkeiten der Umwelt, wie Frosttemperaturen, Trockenheit und anderes mehr, die der Bryozoen-Kolonie eine aktive Lebensbetätigung unmöglich machen würden. Normalerweise bedarf der Statoblast nach seiner Fertigstellung einer gewissen Latenzzeit, um keimfähig zu werden. Unter Einwirkung künstlicher Wärme (Brutschrank) können Statoblasten aber zwangsläufig zur Entwickelung gebracht werden.

Wenn die chitinige Schutzhülle eines Statoblasten entfernt wird, erhält man einen linsenförmigen Körper, dessen Wand aus einer äußeren ektodermalen Epithelschicht und einer dieser anliegenden Schicht mesodermaler Zellen besteht. Das Innere dieser Bildung erfüllt Dotter. An dieser doppelschichtigen Wand allein gehen die Entwickelungsvorgänge vor sich, die zur Bildung von Zoid-Knospen führen. Sie ist homolog dem 2-schichtigen Embryo im Uterus und auch der Leibeswand eines ganzen Zoariums. Mit dem Embryo hat die Statoblasten-Leibeswand die Polarität durch die Lokalisierung der Proliferation- oder Keimungs-Zone gemeinsam.

An der Stelle der künftigen Knospe ist das ektodermale Epithel verdickt. Daher wird diese Zone als Keimscheibe oder Knospenscheibe bezeichnet. In diesem Bezirke tritt eine ringförmige Falte auf, die sich immer mehr vertieft.



Figur 480. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Cristatella mucedo* G. Cuvier: *Knospung im Statoblasten. Medianschnitt durch die 1te Knospe.* (*1*) Anlage des oralen Teiles des Darm-Rohres; (*2*) Stelle der Verwachsung der Ränder einer Ringfalte; (*3*) Stelle der Bildung des Zerebralganglions; (*4*) After; (*5*) ektodermales Epithel; (*6*) mesodermales Epithel, beide Schichten bilden zusammen die Leibeswand des Zoariums, das aus der Knospung des Statoblasten hervorgeht; (*7*) Dotter-Material; (*8*) analer Teil des Darm-Rohres; (*9*) Proliferations-Zone einer 2ten Knospe; (*10*) Schwimm-Ring; (*11*) Rand-Dornen. Vergrößerung 120-fach. (Nach F. Braem 1890)

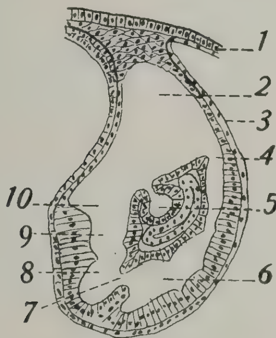
Schließlich ziehen sich die Ränder der Falte über die Keimscheibe zusammen und verschmelzen, so daß letztere in die Tiefe versenkt und in ein Amnion eingeschlossen erscheint. Der so abgegrenzte Raum wird Knospenhöhle genannt (Figur 480). In der Folge entstehen an der Keimscheibe 2 grubenartige Ausbuchtungen als Anlage einerseits des Pharynx, Ösophagus und Magens, und anderseits des Rektums. In der Brücke zwischen den beiden Aussackungen entsteht die säckenförmige Anlage des Zerebralganglions. Aus der Vereinigung der beiden Divertikel geht das U-förmige Darmrohr hervor. Noch ehe aber die 1te Darmschleife nebst Zerebralganglion fertig ausgebildet ist, kommt es an deren Oralseite zur Bildung einer Tochter-Knospe, und weitere Knospen folgen nach (Figur 481).

Im wesentlichen sind also die Bildungsvorgänge im keimenden Statoblasten dieselben wie bei der Bildung von Knospen am Zoarium.

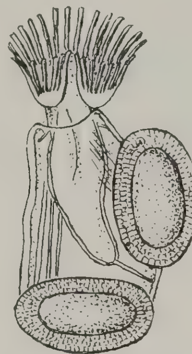
Wenn der älteste Zoid völlig ausgebildet ist, wird der Raum innerhalb der Chitinhülle zu knapp und das hat eine Erhöhung des Binnendruckes zur Folge. Diesem geben die beiden Schalenhälften nach, da auch ihre Verkittung gelöst wird; die Schalen klaffen nun (Figur 482). Der oder die Zoide können nun das erste Mal ihre Tentakel-Kronen entfalten und durch die Wimperwirkung

derselben *beginnt die eben geborene Kolonie zu flottieren.* Die obere Schale dient dabei als Floß. Die der Bildungs-Zone der 1ten Darmschleife gegenüberliegende Stelle der Körperwand ist drüsenreich und mit dem Sekret derselben findet die Anheftung der jungen Kolonie an der Unterlage statt. Die Ansiedlung geschieht anscheinend nicht nach Wahl, sondern dürfte durch äußere Umstände bedingt werden. Der neuen Generation fällt dann die Aufgabe zu, die Lebensverhältnisse bestens auszunützen.

In obiger Darstellung konnten nur die grundlegenden Vorgänge der Auskeimung des Statoblasten unter Weglassung der zum Teil interessanten Details wiedergegeben werden. Das hier mitgeteilte Wesentliche ist einer sehr eingehenden Studie von F. Braem (1913) über die Entwickelungsvorgänge im *Statoblasten von Cristatella* Cuvier und *Pectinatella* Leidy entnommen.



Figur 481. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Cristatella mucedo* G. Cuvier: *Medianschnitt durch eine ältere Knospe eines Statoblasten.* (*1*) Leibeswand; (*2*) Atrium; (*3*) Tentakel-Scheide; (*4*) After; (*5*) Invagination zur Bildung des Zerebralganglions; (*6*) Rektum; (*7*) Grenze zwischen dem oralen und analen Teil der Darm-Anlage; (*8*) Magen; (*9*) Pharynx und Ösophagus; (*10*) Mund. (Nach F. Braem 1890)



Figur 482. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas: *ein eben aus einem Statoblasten freiwerdendes junges Zoarium, das ins Leben tritt.* Der vollentwickelte Darm-Komplex verdeckt die Knospungs-Zone. Die obere Hälfte der Schale dient als Schwimm-Floß vor der Festsetzung. Vergrößerung 120-fach. (Nach F. Braem 1890)

Lebens-kreislauf

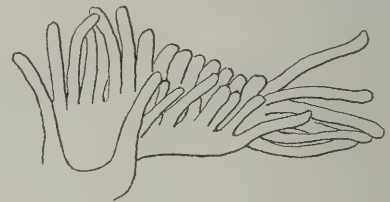
Lebenskreislauf der Lophopoda. — Die Lebensgeschichte *der lophopoden Süßwasser-Bryozoen läuft während eines Jahres in folgender Weise ab.* Im Frühjahr schlüpfen aus den überwinterten Statoblasten kleine Kolonien aus. Sie repräsentieren eine ungeschlechtlich durch Knospung entstandene Generation. Die eingeleitete Knospenbildung wird fortgesetzt, die Zahl der Individuen vermehrt, der Cormus wächst. Diese Sommer-Kolonien erzeugen einerseits autogam befruchtete Eier und anderseits in Statoblasten Dauerknospen. Die Eier entwickeln sich zu Embryonen und freischwimmend werdenden Larven, die beim Ausschwärmen durch Zoidknospung bereits Kolonien sind. Sie begründen neue Bryozoen-Stöcke und vermehren sich gewöhnlich nur ungeschlechtlich durch Knospen. Es folgen demnach ungeschlechtlich und geschlechtlich erzeugte Generationen (Kolonien) im Sinne eines metagenetischen Generationswechsels aufeinander. Eigentümlich ist in diesem Lebensplan das starke Hervortreten der ungeschlechtlichen Fortpflanzungsweise und das Zurückdrängen der mit der Entwickelung einhergehenden embryonalen Phasen. Eigentlich schneide diese mit der Bildung der künftigen Leibeswand ab und wird durch den Prozeß

der Knospung fort- und zu Ende geführt. Bemerkenswert ist endlich, daß die geschlechtliche Fortpflanzung auf eine mixtische Befruchtung der Eier durch Spermien anderer Kolonien verzichtet. Das alles bedeutet eine weitgehende Anpassung an die wechselvollen Lebensverhältnisse im Süßwasser und beleuchtet den Bauplan und die Leistungen *der lophopoden Süßwasser-Bryozoen.*

Vermehrung durch Teilung. — Dieser Vorgang ist *allein bei den Gattungen Cristatella* Cuvier und *Lophopus* Dumortier zu beobachten. Eine Durchtrennung kann durch eine von außen wirkende Kraft eintreten und solches ereignet sich tatsächlich im freien Leben. Eine selbsttätige Teilung leitet sich damit ein, daß durch Kontraktion der Leibeswand-Muskulatur eine Einschnürung auftritt und mit der Lostrennung eines Teiles der Kolonie endet. Auf diesem Wege kann eine



Figur 483. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas caespitosa* C. von Linné: *Regeneration der Spitze eines Lophophor-Armes im freien Leben.* (Original)



Figur 484. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *regenerierender, in der Längsrichtung ad experimentum verletzter Lophophor.* Die Asymmetrie des Regenerates ist durch Kontraktionen in der Wundfläche zwecks Wundverschluß verursacht. (Nach F. Otto 1921)

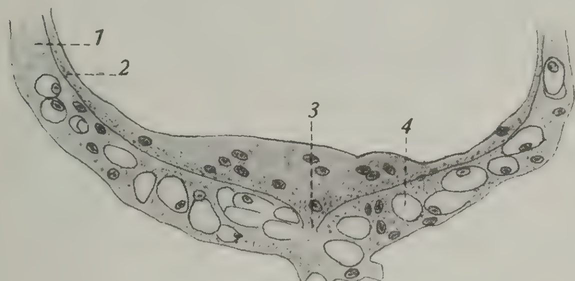
Cristatella-Kolonie in mehrere Stücke zerfallen, die selbständig weiterleben. Das Vermögen der selbstbetätigten Teilung ist bei den genannten Gattungen durch die Weichheit der Leibeswand und die gutentwickelte somatische Muskulatur bedingt, die einen sofortigen Wundverschluß an den Teilungsstellen ermöglicht.

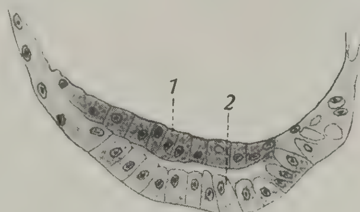
Regeneration

Regeneration. — Regenerations-Vorgänge sind im freien Leben bei den Lophopoda nicht häufig zu beobachten. Ein solcher Fall ist in Figur 483 abgebildet, welcher den Ersatz der Spitze eines Lophophor-Armes *bei Plumatella* Lamarck betrifft. Nach Bemerkungen und Abbildungen von F. Braem (1890) kommen ausgeheilte Verletzungen in Form von Löchern und Einrissen *bei Kolonien von Cristatella* Cuvier vor. Um so aufschließender ist die von F. Otto (1921) experimentell durchgeführte Prüfung dieser Frage gewesen.

So wie *bei den Stelmatopoda* findet *auch bei den Kolonien der Lophopoda* Spitzenwachstum statt, während alte, basale Teile bereits der Degeneration unterliegen können. Die Regenerationskraft der lophopoden Süßwasser-Bryozoen dürfte nach den Befunden von F. Otto zu schließen, sofern es sich um die unmittelbare Reparation beschädigter oder verlorengegangener Teile handelt, durch Wundheilung und Wundproliferation größer sein und einen ursprünglichen Charakter bewahrt haben, als *bei den marinen Bryozoen.* Es können also Tentakel und Teile der Lophophor-Arme regenerativ unmittelbar ersetzt werden (Figur 484). Darüber hinaus scheinen aber die Reparationskräfte in diesem Körperteil nicht wirksam zu sein. Wird ein Zweig von *Plumatella* Lamarck quer durchschnitten, dann wird durch Muskelkontraktion zunächst die Wunde verkleinert und sofort beteiligen sich die Zellen der beiden Epithelschichten der Leibeswand am Verschluß der

Wund-Öffnung. Diese Vorgänge vollziehen sich so rasch, daß bereits eine halbe Stunde später an der Schnittstelle eine konvexe Kappe mit glatter Oberfläche hergestellt ist (Figur 485, 486). Zum Schutze der jungen Kuppe wird auch sofort eine Chitin-Lamelle ausgeschieden. Ist die Wucherung von Zellen der Wundränder

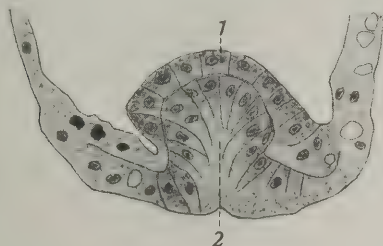




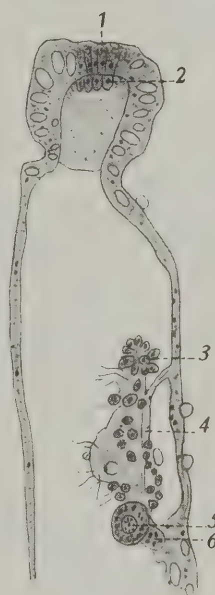
Figur 486.

Figur 485. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Fredericella sultana* J. F. Blumenbach: *Schnitt durch die Regenerations-Zone des basalen Endes eines abgetrennten Astes mit 4 Zoiden 20 Minuten nach der Operation.* (*1, 2*) Leibeswand; (*3*) Wundstelle; (*4*) Blasen-Zellen. Winkel, Göttingen ok. 1, obj. 7. (Nach F. Otto 1921)

Figur 486. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Fredericella sultana* J. F. Blumenbach: *Schnitt durch die gebildete Verschlußkappe an der Wundstelle.* (*1*) Somatopleura; (*2*) ektodermales Körper-Epithel. Winkel, Göttingen ok. 1, obj. 7. (Nach F. Otto 1921)



Figur 487.



Figur 488.

Figur 487. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Fredericella sultana* J. F. Blumenbach: *Schnitt durch die Verschlußkappe, an der sich die Bildung einer Knospe bereits einleitet.* (*1*) äußeres mesodermales Knospen-Blatt; (*2*) inneres ektodermales Knospen-Blatt. Winkel, Göttingen ok. 1, obj. 7. (Nach F. Otto 1921)

Figur 488. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Fredericella sultana* J. F. Blumenbach: *Schnitt durch ein Regenerat mit der Bildung einer Knospe, während an der Leibeswand und am Funiculus Hoden und an seiner Basis ein Ovarium entsteht.* (*1, 2*) Anlage der Knospe; (*3*) Hoden-Zellen; (*4*) Funiculus; (*5*) Statoblast; (*6*) Statoblast in Bildung. Winkel, Göttingen ok. 3, obj. 5. (Nach F. Otto 1921)

eine sehr lebhafte, dann kommt es zur Bildung eines gegen die Leibeshöhle vorspringenden Wundpfropfes, der die Wund-Öffnung verschließt. Diese Art des Wundverschlusses ist nur eine aktivere Variante des zuerst erwähnten Heilungsvorganges. Die Regeneration des Darm-Komplexes erfolgt mehr oder weniger deutlich durch den Vorgang der Knospung (Figur 487). Bemerkenswert ist die Erscheinung, daß durch operative Eingriffe in der Nähe der Wundstelle an der Leibeswand die Bildung von Eiern und am Funiculus von Hoden und Statoblasten angeregt werden kann (Figur 488). Nach Beobachtungen von F. Otto

wird von der Wunde aus unmittelbar nach ihrer Setzung kein »Wundreiz« auf benachbarte Zoide weitergeleitet. Erst nach Stunden macht sich eine solche Fernwirkung durch Invagination der Tentakel-Krone bemerkbar. Derselbe Forscher hat sich auch mit der Frage von Regulationsvorgängen nach den geschilderten Eingriffen befaßt. Von Bedeutung für den Lebenskampf *der Lophopoda* ist die Fähigkeit, daß Kolonien, die infolge ungünstiger Bedingungen in den Zustand der Degeneration treten, bei Wiederkehr günstiger Verhältnisse durch Knospung neu aufleben und wachsen können.

Zu den Regenerations-Erscheinungen rechnet F. Braem (1908 S. 34ff.) die Bildung von Adventivknospen, die nach seinen Beobachtungen im Anschluß an eine Verletzung der Chitinröhre entstehen. Damit geht gleichzeitig eine Wundheilung einher. Lehrreich ist ferner der Fall, daß der distale Teil einer Knospe Zerfall zeigen kann, während der proximale sich bereits repariert.

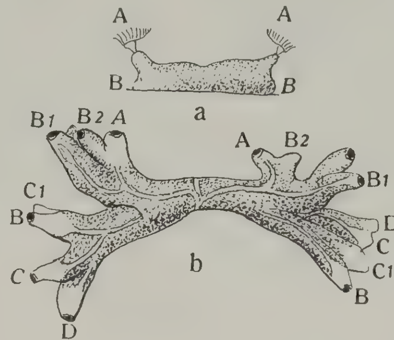
Degeneration

Degenerations-Erscheinungen. — Ursachen degenerativer Vorgänge sind Hunger, Selbstvergiftung durch Exkrete, Alter, Wärme, Kälte, Parasiten (wie Nosema) und sonstige ungünstige Lebensbedingungen. F. Braem (1908 Seite 34) machte die bemerkenswerte Beobachtung, daß Trächtigkeit *bei Plumatella fungosa* Pallas geradezu die Auflösung der ganzen Kolonie herbeizuführen vermag. Wenn sich die Entartung auf die Darmschleife erstreckt, tritt als 1tes Symptom die dauernde Invagination in Erscheinung. Dann kommt es zur Histolyse der Tentakel-Krone, des Peritoneums und der Muskeln. Zahlreiche Amöbozyten wandern nun zu diesen Stellen. Aus dem der Einschmelzung unterliegenden Darm entsteht etwas Ähnliches wie der »braune Körper« *der Stelmatopoda* (C. Wesenberg-Lund 1897). Schließlich bleibt nur ein loser Sack übrig, der entweder noch die Fähigkeit der Erzeugung von Knospen besitzt oder selbst vollständig aufgelöst wird. Degenerations-Erscheinungen speziell *bei Lophopus* Dumortier hat E. Marcus (1934 Seite 514ff.) verfolgt.

Degenerative Vorgänge, die sich nur auf umschriebene Partien einer Kolonie erstrecken, können eine solche in Teilkolonien auflösen, die untereinander aber noch durch leere Chitinröhren verbunden sind. In solchem Fall werden komplette Septen zum Abschluß offener Stellen der Kolonie gebildet. Es können also Arbeiten destruktiver und aufbauender Vorgänge nebeneinander einherlaufen.

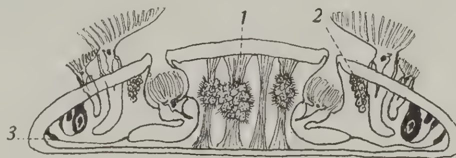
Knospung und Form der Kolonie. — Die äußere Gestalt und der Habitus einer Lophopoden-Kolonie steht in enger Beziehung zur Knospenfolge. Zur Erläuterung dessen diene nach F. Braem (1890) als Lehrobjekt *eine Larve von Plumatella* Lamarck, nachdem sie sich eben am Substrat angesiedelt hat. Wenn sie auf diese Weise zur jungen Kolonie geworden ist, besitzt sie nur 2 Zoide, die mit ihren Analseiten zueinander gekehrt, also spiegelbildlich angeordnet sind (Figur 489). An der Oralseite jedes dieser Zoide ist eine Doppelknospe und eine 3te einfache Zwischenknospe in Bildung begriffen. Die aus diesen 3 Knospen hervorgehenden Zoide — sie seien mit B, C, D, das Mutter-Individuum mit A bezeichnet — wachsen in gerader Richtung aus und wirken damit als Leit- und Richtungs-Linien für die ersten 3 Hauptverzweigungen der jungen Kolonie. Solche Knospen werden deshalb als Haupt- oder Medianknospen bezeichnet. Die Erzeugung von einer Doppelknospe und einer Zwischenknospe wiederholt sich bei jedem Individuum B, C, D und so folgen dann die

zwischengeschalteten Entwickelungs-Reihen B_1, B_2, B_3, C_1, C_2, C_3, D_1, D_2, D_3. Die einzelnen Tochter-Individuen wachsen seitlich von den mütterlichen Richtungs-Individuen als Seitenzweig aus und okkupieren den Raum zwischen diesen. Auf diese Weise kann die Substratfläche oder der Wasserraum weitgehend ausgenützt werden, ohne daß die Einzel-Tiere ineinanderwachsen und sich stören. Nach diesem Prinzip vermehren sich weiterhin die Zoiden eines Zoariums und bewirken so dessen Vergrößerung, wobei die jüngsten Individuen immer an den Spitzen der Zweige zu finden sind. Die bereits in der Larve bestehende Symmetrie durch die spiegelbildliche Anordnung der beiden Mutterzoide A bleibt mehr oder weniger auch bei der wachsenden Kolonie bestehen.



Figur 489. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas. Zu beachten ist *die Bildung eines Kieles an der Wohn-Röhre des geschlechtlich erzeugten jungen Zoariums.* ***a*** bald nach der Festsetzung der Larve mit symmetrischer Anordnung der Zoide (*A*) und den Knospen (*B*), Vergrößerung 7-fach; ***b*** junges Zoarium zur Demonstration der Anordnung der Zoide durch die Knospenfolge, welche durch große Buchstaben und Index-Zahlen ersichtlich gemacht ist. Vergrößerung 9-fach. (Nach F. Braem 1890)

Etwas anders sind die Verhältnisse *der Larven von Fredericella* Gervais mit nur 1 Primärzoid. Bei dieser geht aus einer Doppelknospe das einzige Hauptzoid hervor. Der 2te Knospenanteil wird zur Knospe B. Im Grunde genommen sollten die jungen Kolonien also 1-seitig ausgebildet sein, sie sind aber doch auch symmetrisch mit 2 Hauptzoiden gestaltet. Diesen Zustand erklärt F. Braem durch die Bildung einer Adventivknospe, welche die 2te Hälfte des Stockes ergänzt.



Figur 490. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Cristatella mucedo* G. Cuvier: *schematisierter Querschnitt durch ein Zoarium, um die Anordnung der Individuen durch die Knospenfolge zu zeigen.* (*1*) Hoden an den rudimentären Septen; (*2*) Ovarium an der Leibeswand; (*3*) Ursprung des Funiculus eines degenerierenden Zoids zeigt die Zwischenschaltung von Tochter- und Enkel-Zoide durch Knospung. (Nach F. Braem 1890)

Der Versuch an einer Lophopoden-Kolonie die Sukzession der Zoide festzustellen, gelingt nicht immer. Das hängt damit zusammen, daß das oben Mitgeteilte von F. Braem (1890) *für Plumatella* Lamarck ermittelte Wachstumsgesetz in seiner idealen Form meist durch Abweichungen in der Knospung und durch äußere Faktoren gestört wird. Auch die von E. Herwig (1913) gemachte Feststellung, daß *bei Plumatella* Lamarck unabhängig von bestehenden älteren Knospen an deren analen Seite direkt an der Kolonialwand Knospen erzeugt werden können, verursacht Abänderungen des Wachstumsschema von F. Braem.

In den sackartigen Zoarien von *Cristatella* Cuvier befinden sich die ältesten Zoiden beiderseits der Mittellinie und die Knospung erfolgt am Rande der Kolonie aber nur in 2 Reihen (Figur 490).

* * *

Vergleichung der Stelmatopoda mit den Lophopoda

Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese beiden Gruppen Zweige eines gemeinsamen Stammes sind und daß die weitgehenden Übereinstimmungen nicht als Erscheinungen von Analogie oder Konvergenz aufzufassen sind. Gerade um diese Stellungnahme zu rechtfertigen, soll im folgenden das Gleiche und Ungleiche gegenübergestellt und abgewogen werden.

Mit den Tatsachen, welche die Entwickelungsgeschichte beibringt, möge begonnen werden. Der Feinbau der Eier zeigt in beiden Fällen einen einfachen Typus, das heißt das Bildungsplasma läßt keine besonderen Differenzierungen nach Aussehen, Verteilung und Bildungspotenz erkennen. Um ein negatives Merkmal anzugeben, sei kurz gesagt, die Eier der Bryozoen zeigen keinen Zustand der Determiniertheit.

Die Furchung der Eier ist in der einen wie in der anderen Gruppe eine totale und je nach dem Gehalt an Dotter eine adäquale oder inäquale.

Im Kreise der Stelmatopoda legen *nur wenige Arten* die Eier ins Meer ab, wo die Weiterentwickelung stattfindet. *Bei allen anderen Arten dieser Sippe* und *bei den Lophopoda* erfolgt jedoch die Entwickelung im Schutze einer Brutpflege. Da sie nach verschiedenen Prinzipien durchgeführt wird, spricht dies dafür, daß die Erscheinung der Brutsorge nicht einen gemeinsamen Ursprung hat, sondern daß sie in den einzelnen Fällen für sich und wahrscheinlich zu verschiedenen Zeiten erworben worden ist. Aus diesem Grunde müssen diese Unterschiede aus der Erörterung der verwandtschaftlichen Beziehung zwischen *den Stelmatopoda und Lophopoda* ausgeschaltet werden.

Aus der Furchung geht *sowohl bei den Stelmatopoda wie bei den Lophopoda* eine Coeloblastula hervor, deren Gestalt beengt durch den knappen Raum des Brutsackes in dem einen Fall die Form einer hohlen Linse, im anderen Fall einer längsovalen Blase hat.

Die Brutpflege beeinflußt nicht wenig den Gang der Embryonalentwickelung. Dies betrifft zunächst die Bildung der Gastrula und damit des Entoderms und Mesoderms. Der Ablauf dieser Bildungen zeigt wohl Verschiedenheiten, aber diese bedeuten nicht Gegensätze, vielmehr sind sie Bildungsmodifikationen und durch Übergänge überbrückt. Eine epibolisch entstandene Gastrula ist bisher bei *Flustrella hispida* O. Fabricius (Figur 384) beobachtet worden. In allen anderen Fällen entsteht Entoderm plus Mesoderm *bei den Stelmatopoda* einheitlich durch Einwucherung. Gemeinsam ist bei den daraufhin untersuchten Formen die Schwierigkeit oder Unmöglichkeit, Entoderm und Mesoderm voneinander abzutrennen und zu unterscheiden.

Bei den Stelmatopoda ist in die Entwickelung ein Larven-Stadium vom Typus der Trochophora eingeschaltet, dagegen fehlt eine solche *im Entwickelungs-Kreis der Lophopoda.* Wie dieser Unterschied aufzufassen ist, soll im folgenden gezeigt werden.

Die Stelmatopoden-Larve vom *Bau des Cyphonautes* besitzt einen funktionierenden Darm. *In anderen Fällen* haben die Larven nur einen rudimentären Darm oder er fehlt sogar gänzlich. Aus dieser biologischen Reihe ist zu erkennen, daß das embryonale Entoderm hier an Bedeutung mehr und mehr verliert und am Endpunkt gar nicht mehr in Erscheinung tritt.

Bei den Lophopoda ist eine Larven-Form im Sinne einer abgekürzten Entwickelung unterdrückt, was vermutlich im Zusammenhang mit der Übersiedlung ins Süßwasser steht. Analoge Erscheinungen finden sich ja *auch bei anderen Tier-Klassen.* Das Wesentliche in *der Embryologie der Süßwasser-Bryozoen* ist aber, daß bei ihnen Entoderm überhaupt nicht gebildet wird. Die Tendenz der Ausschaltung desselben betrifft somit *die Stelmatopoda und die Lophopoda.* Dies ist eine für den ganzen Typus der Bryozoen höchst charakteristische Eigentümlichkeit.

Als eine die beiden Gruppen verbindende und sehr bezeichnende Erscheinung ist zu betrachten, daß das Stadium nach der Metamorphose der *Stelmatopoden-Larve* und der *sogenannten Larve der Lophopoda* morphologisch und potentiell lediglich die Leibeswand des Zoids darstellt.

Der Schlüssel für die rätselhafte Unterdrückung des primären Entoderms ist damit gegeben, daß der Darm der Imago an der embryonal erzeugten Leibeswand durch Knospung geschaffen wird.

Also die Tatsachen, welche die Entwickelungsgeschichte liefert, lassen die *Stelmatopoda* und *Lophopoda* als einem und demselben Kreis angehörend erscheinen. Aber jede Gruppe hat für sich einen selbständigen Weg der Weiterentwickelung — in dem einen Falle dem Meere treu bleibend, in dem anderen Falle eine neue Heimat im Süßwasser suchend — genommen.

Nun soll der Vergleich der Volltiere auf dem Wege der Anatomie zu Worte kommen. Als wichtiges Moment im Sinne der Übereinstimmung tritt in beiden Gruppen die 3-Teilung des Körpers in Prosoma, Mesosoma und Metasoma hervor. Die geringe Größe des Prosomas kann als eine Verkümmerung eines Kopf-Abschnittes im Zusammenhang mit der festsitzenden Lebensweise verständlich werden. *Die Lophopoda* zeigen durch den Besitz eines Epistoms *gegenüber den Stelmatopoda* ein besser ausgeprägtes Prosoma und das wird ihnen als ein primitiverer Zustand angerechnet.

Für den Grundplan des Meso- und Metasomas ist hier und da der Besitz von je einer Zölom-Kammer bestimmend. Die Auskleidung dieser Kammer mit Mesothel geschieht in beiden Fällen auf einem abgeänderten und abgekürzten Weg.

Meso- und Metasoma sind hier als modifizierte Metameren aufzufassen.

Das Wahrzeichen des Mesosomas ist die Tentakel-Krone. Jene *der Stelmatopoda* zeigt eine kreisrunde Anordnung der Tentakel um den Mund, während sie *bei den Lophopoda* infolge ihrer Vermehrung in Form eines Hufeisens auf 2 Lophophor-Arme angeordnet sind. Im übrigen läßt die Anatomie der Tentakel und der Tentakel-Krone einschließlich der Innervierung eine weitgehende Übereinstimmung erkennen.

Die Fähigkeit der Bryozoen, ihren Tentakel-Apparat zum Schutze in die Leibeshöhle zurückziehen zu können, ist durch die Ausbildung eines eigenen Mechanismus ermöglicht worden. Im Zusammenhang mit Invaginieren und Evaginieren der Tentakel-Krone hat sich am Metasoma eine Unterteilung als Hals und Rumpf herausgebildet. In der Grundlage ist für die Einrichtung des Ausstreckens des Tentakel-Apparates *bei allen Bryozoen* das gleiche hydrostatische Prinzip wirksam. Dagegen haben sich in den Unterordnungen in bezug auf den Verschluß der Mündung des Zoids und in der Durchführung des Ausstreckens und Einziehens Besonderheiten und Unterschiede wohl selbständig herausgebildet.

Unterschiede bestehen aber auch in der Ausbildung, Form und Leistung des Außenskelettes. *Bei den Stelmatopoda* ist hinsichtlich dieser Bildung eine viel größere Mannigfaltigkeit als *bei den Lophopoda* erworben worden, was zu einer reichen systematischen Gliederung führte.

Das U-förmig zu einer Schleife gebogene Darmrohr läßt *in beiden Gruppen* eine grundsätzliche Übereinstimmung im Bau und der Funktion erkennen. Doch ist auch hier wieder die Tendenz einer stärkeren Differenzierung *bei den Stelmatopoda* festzustellen.

Nieren-Organe im Sinne von Nephridien kommen *nur den Lophopoda* zu. Dagegen ist *bei allen Vertretern der Bryozoen* die Fähigkeit der zellularen Exkretion durch die Epithelien der Leibeswand und des Magens ausgebildet.

Eine wichtige Übereinstimmung betrifft den Besitz von Flächen-Gonaden. Recht mannigfach, jedoch im Prinzip verwandt sind die Einrichtungen der geschlechtlichen Fortpflanzung *in den einzelnen Abteilungen der Bryozoen,* aber auch wieder vielgestaltiger in der Durchführung bei den Stelmatopoda.

Mag auch die Gruppe der Stelmatopoda in ihrer äußeren Erscheinung eine Fassade mit reichster Skulptur und eine gattungs- und artenreiche Gliederung aufweisen und mögen dagegen *die Lophopoda* äußerlich als sogar sehr einfach gestaltete Bryozoen auftreten und mag durch diese Momente ein großer Abstand zwischen den beiden Komponenten zu bestehen scheinen, so liegen doch so weitgehende Übereinstimmungen in der Entwickelung, im Bau und in den Leistungen in beiden Abteilungen vor, daß die Annahme einer engen Stammeszusammengehörigkeit als voll begründet zu betrachten ist.

Physiologie der Stelmatopoda und Lophopoda

Physiologie. — Um Raum zu sparen, werden die Funktionen *der beiden Abteilungen der Bryozoen* im folgenden *zusammen* behandelt werden.

Lebensweise. — Für die Leistungen der Bryozoen ist die Lebensführung als festsitzende Tiere bestimmend. Ferner spielt in ihrer Einstellung zum Leben ihre Größe, ihre Schutzeinrichtungen und ihre Reaktionsfähigkeit zu den Ansprüchen der Umwelt eine Rolle.

Ein Lebensbezirk kann von ihnen nur dann behauptet werden, wenn sie Schwankungen und Änderungen der physikalischen und chemischen Faktoren desselben erfolgreich abreagieren können. Daß sie das vermochten, dafür spricht ihre reiche systematische Gliederung und ihr hohes Alter.

Leistungen des Nerven-Systems. — Den Bryozoen mangeln jegliche Sinnes-Organe. Nur die freischwimmenden Larven verfügen über solche (birnförmiges Organ, Scheitel-Organ und Pigmentflecke). Die Reize der Umwelt werden sonst nur von solitären Sinnes-Zellen aufgenommen, welche hauptsächlich in das Körper-Epithel der Tentakel-Krone eingestreut sind. Diese stellt daher in ihrer Ganzheit die Reizaufnahmestelle dar, welche in ihrer Gesamtleistung der eines Sinnes-Organs verglichen werden kann. Ob die Sinnes-Zellen für adäquate Reize abgestimmt sind, ist nicht ermittelt. Der Hauptsache nach dürfte es sich um Berührungsreize durch die Komponenten der planktischen Nahrung, also durchschnittlich um kleine Reizwerte handeln. Was durch histologische Untersuchungen insbesondere von seiten A. Gerwerzhagens (1913), E. Marcus (1926, 1934) und H. Graupners (1930) über den Bau des Nerven-Systems der Bryozoen in neuerer Zeit bekannt geworden ist, ist in den Hauptpunkten Seite 374 mitgeteilt worden.

Mögen die Ergebnisse dieser Forschungen sehr erfreuliche Fortschritte gegenüber der Zeit vorher bedeuten, so warten doch noch viele Fragen auf eine Klärung. Auf experimentellem Wege hat E. Marcus (1926) *bei Meeres- und Süßwasser-Bryozoen* sehr beachtenswerte Erfolge erzielt. Im ganzen genommen erweisen sich die Bryozoen als sehr reizempfindliche Tiere, durch welche Eigenschaft das Arbeiten mit ihnen erschwert ist. Dank der mikrotechnischen Methoden von heute können manche dieser Schwierigkeiten zum Teil mit Hilfe der Narkose als überwunden betrachtet werden. Ja, die Anwendung verschiedener narkotischer Mittel und die Analyse ihrer Wirkung kann als aufschließend für die Leistungen des Nerven-Systems erhofft werden. Von besonderem Interesse wäre die Abgrenzung des Wirkungsbereiches des zentralisierten Nerven-Systems und der diffusen Nerven-Netze, sowie die Feststellung, auf welchen Gebieten diese beiden Systeme zusammen arbeiten oder voneinander abhängig sind.

Reaktions-Formen auf spezifische Reize. — Von den Larven der Bryozoen, *von welchen einige* rote Pigmentflecke besitzen, weiß man, daß sie auf Licht reagieren. Dafür spricht ihr Ansammeln an der Lichtseite in den Kulturschalen und zugleich an der Grenze von Wasser und Luft. Diesen im Laboratorium gemachten Beobachtungen können allerdings die Erfahrungen über die Ansiedlung in ihrem Lebensraum widersprechen. Dort erweisen sich *die Bryozoen* dem Lichte gegenüber als Schattentiere. Das erkennt jeder, der selbst diese Tiere im freien Leben beobachtete und sammelte. Es gibt auch eine nicht geringe Anzahl von Formen, die sogar die gegen das Licht abgeblendeten Tiefen bevorzugen. Nach Wesenberg-Lund (1939 Seite 575) sind *die Lophopoden* gegen Licht und Schatten sehr empfindlich; die Tentakel-Krone reagiert intensiv auf Sonnenlicht. Die Larven siedeln sich fast nur an dunklen Stellen an.

Es ist auch zu beachten, daß *Bryozoen-Larven*, sobald sie in den Zustand der Verwandlungsbereitschaft treten, ihre phototaktische Reaktion ändern. Übrigens kann die Qualität der verschiedenen Taxis durch äußere Einflüsse abgeändert werden. Auf dieses Moment sind wahrscheinlich manche Widersprüche der Beobachtungen zurückzuführen.

Die Beurteilung und Analyse der Reaktionsweisen der Bryozoen-Larven auf äußere Reize ist deshalb nicht leicht, weil meist mehrere Reizqualitäten auf sie gleichzeitig einwirken, und zwar auch im antagonistischen Sinne. An Reizquellen, die in Frage kommen können, seien nur genannt das Licht, die Erdschwere, der Gehalt an Sauerstoff, die chemische Reaktion und die Temperatur des Wassers.

Von besonderer biologischer Bedeutung ist das Tastvermögen der Larve durch das birnförmige Organ bei der Auswahl des Substrates und bei der Festsetzung. Nach H. Friedl (1925) gibt es *Bryozoen-Formen*, deren Larven die Besiedlung von Holz, andere von harter Unterlage (Felsen, Glasstücke) oder von sehr glatter Oberfläche (Zostera- und Posidonia-Blätter) deutlich bevorzugen. Die Erhaltung der Beziehungen einer Kolonie zur Unterlage beim Weiterwachsen setzt ebenfalls thigmotaktisches Empfinden voraus.

Daß aus dem Zusammenwirken oder der Interferenz von verschiedenen Reiz-Formen ein geordnetes und biologisch vorteilhaftes Verhalten resultieren kann, ist experimentell *bei anderen Tier-Formen* ermittelt worden. Die von E. Marcus (1926) *an Larven der Lophopoda* gemachten Versuche haben lehrreiche Ergebnisse gebracht.

Derselbe Forscher konnte *an Volltieren* entgegen den Angaben von Forschern aus früherer Zeit feststellen, daß der Berührungsreiz auf ein einzelnes Individuum nur bei diesen und bei keinen Nachbarzoiden Reaktionen hervorruft. Ebenso reagieren Avicularien nur auf Reize, die auf sie selbst, und zwar auf das Sinnespolster einwirken. Vibrakularien sollen jedoch auch durch Berührungsreize an Nachbarzoiden zu Bewegungen veranlaßt werden können. Wärmerezeptoren scheinen nur in den Tentakeln vorhanden zu sein.

Als Indikator für die Art der Reizwirkung hat E. Marcus die Evagination der Tentakel-Krone und eine besondere Form des expandierten Tentakel-Apparates mit stark nach außen umgebogenen Tentakeln, von ihm als »Ekelstellung« bezeichnet, verwendet (Figur 491). Eine solche Stellung löste zum Beispiel auch Chinin von 1 : 25 aus. Die Erhöhung des Salzgehaltes erträgt *Farella* J. G. Dalyell und *Electra* G. Busk der Nordsee bis 50 Prozent, was sich aus den normalen Reaktionsweisen ergab. Experimentell konnte ferner festgestellt werden, daß sich Bryozoen an verschieden starke Reize und an den Wechsel solcher gewöhnen lassen und können,



Figur 491. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Farella repens* A. Farre: ***a*** normale Haltung; ***b*** Ekel-Stellung; ***c*** Erschlaffung der Tentakel-Krone in hypertonischer NaCl-Lösung. (Nach E. Marcus 1926)

ohne daß sie mit Fluchtbewegungen antworten. Daher bleiben Reize durch kommensalische Tiere ohne Reaktion. So wird von Bryozoen geduldet, daß Anneliden bis zur Tentakel-Krone kriechen und die Tentakel betasten. Diese Fähigkeit der Einstellung auf den Wechsel der Reizstärke und Reizqualität hat eine große biologische Bedeutung im freien Leben, da die Summengrößen der Reize der Außenwelt mehr oder weniger starken und verschieden schnell vor sich gehenden Änderungen unterworfen sind. Vielleicht erklärt gerade diese Fähigkeit das Überdauern von ganzen Perioden der Erdgeschichte.

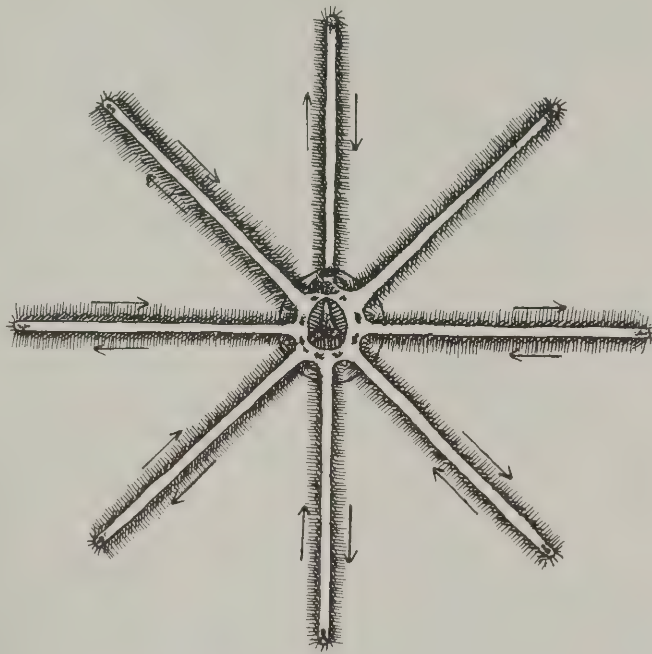
Bewegung. — Bewegung erzeugen *bei den Bryozoen* Wimperhaare und Muskeln. Ihre Muskulatur ist im Zusammenhang mit der sessilen Lebensführung wenig entwickelt, die Muskelleistung daher keine große. Der Hauptsache nach fällt hier die Arbeit der Wimpereinrichtung zu, vor allem im Zusammenhang damit, daß durch sie allein Nahrung herbeizuschaffen ist.

Mit der Physiologie der Wimperbewegung der Tentakel-Krone haben sich F. Borg (1923, 1926), E. Marcus (1926) und D. Atkins (1932) eingehender befaßt.

Wimperbewegung. — Der Körperteil, welcher mit der Umwelt am direktesten in Berührung kommt, ist die Tentakel-Krone. In ihrem Bauplan ist das Prinzip der möglichst großen Oberfläche durchgeführt. Diese Forderung ist erfüllt durch Tentakel als schlauchförmige Bildungen und die Beherrschung eines möglichst großen Wasserraumes durch die Tentakel-Krone in der Form eines

mit seiner Basis nach oben gekehrten Kegels. Eine Wirk-Fläche dieses Fangtrichters ist damit geschaffen, daß die Innenseiten der Tentakel bewimpert sind. Die Länge und Zahl der Tentakel steht in Korrelation zur Größe der Tiere. So haben *im Kreise der Bryozoen* die Einzeltiere *bei den Stelmatopoda* die geringere Größe und die kleinere Zahl von Tentakel (8 bis 30) als *die* größeren *Lophopoda* (Tentakel-Zahl bis 60).

Bei Beobachtung der Innenflächen der Tentakel-Krone erhält das Auge den Eindruck, daß eine Wimperwelle an dem einzelnen Tentakel auf der einen Seite von der Spitze zur Basis und der anderen Seite in entgegengesetzter Richtung fließt. In der Gesamtheit vereinigen sich die Bewegungswellen der einzelnen Tentakel zu einer einzigen, in einem Kreis geschlossenen Welle, die um den ganzen Tentakel-Kranz in der Richtung des Uhrzeigers herum läuft. Die gleiche rechtsgerichtete Welle konnten wir übrigens auch an dem Tentakel-Kranz *von Kamptozoa und Phoronis* sehen. Wie der Eindruck der besagten Erscheinung zu erklären ist, darüber konnten wir uns keine Klarheit verschaffen (Figur 492).



Figur 492. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *Frontalansicht der Tentakel-Krone zur Darstellung des Verlaufes der Wimper-Welle entlang der Tentakel.* (Nach dem Leben. Original)

Eine einwandfreie Feststellung der Arbeitsweise des Wimperschlages ist nur durch stroboskopische Beobachtung oder durch kinematographische Aufnahmen möglich. An dem einzelnen Tentakel ist die Bewimperung an der oralen Seite und an den beiden Seitenflächen in 3 schmalen Zilienbändern entwickelt. Infolgedessen liegen zwischen diesen 2 ziemlich breite, wimperlose Längsfelder, wie dies das Querschnittsbild eines Tentakels in Figur 347 zeigt. Die Wimpern an der oralen Seite des Tentakels schlagen lebhaft quer zur Längsachse desselben und sie sind es, welche den Aspirationsstrom des Wassers hervorrufen. Dagegen sind die doppelt langen Flimmerhaare der Seitenflächen meist starr oder sie bewegen sich nur wenig. Sie haben nämlich die Aufgabe, besonders an der basalen Partie der Tentakel-Krone, in den intertentakularen Räumen als Filter zu wirken. Die Tätigkeit der Bewimperung im einzelnen Tentakel ist eine automatische, was sich aus der regulären Fortarbeit der Zilien am abgeschnittenen Tentakel ergibt. Dieser Befund dürfte dafür sprechen, daß die Anregung und Steuerung der Flimmerbewegung von dem diffusen Neuronen-Netz ausgeht. Jedem Beobachter

lebender Bryozoen wird übrigens aufgefallen sein, daß unter Umständen unvermittelt Stillstand des Wimperschlages oder die Umkehr der Schlagrichtung und das Wiedereinsetzen der Wimperaktion eintreten kann.

Durch die Tätigkeit der Bewimperung der Tentakel-Krone wird im Wasser ein Aspirationsstrom hervorgerufen, welcher sich im Wasserraum auf einen Radius ungefähr der 10-fachen Tentakellänge erstreckt. Wenn der Strom in den nach unten trichterförmig verengten Raum der Tentakel-Krone eintritt, muß es hier zu einem Stau kommen, der nach einer Entspannung strebt. Eine solche tritt dadurch ein, daß das Wasser zwischen den Tentakeln abfließt. Dabei werden Nahrungsteilchen beim Passieren des Wasserstromes der zwischen den Tentakeln befindlichen Filtereinrichtung zurückgehalten (Figur 349, 495 *a*).

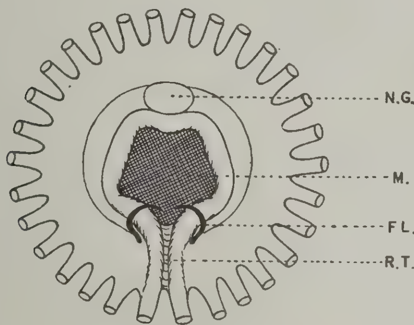
Nahrungsgewinnung. — Wie sich aus dem Mitgeteilten ergibt, steht die Wimperbewegung der Tentakel-Krone in engster Beziehung zu der wichtigen Lebensaufgabe der Beschaffung der Nahrung. Als solche dienen *den Bryozoen* jene kleinen und kleinsten Lebensformen, die im Begriff des Nanoplanktons zusammengefaßt sind, aber auch andere, größere Planktonten, wie Diatomeen, Radiolarien, Peridineen und Detritus. Eine gewisse Auswahl der Objekte scheint durch die Korrelation der Stärke des Aspirations-Stromes und der Größe der Objekte bedingt zu sein. Wenigstens bei *Zoobotryon* Ch. G. Ehrenberg fiel uns das Heranholen relativ größerer Nahrungsobjekte auf.

Vom physikalischen oder mechanischen Standpunkt aus betrachtet ist die Leistung der wimpernden Innenfläche der Tentakel-Krone der einer Saug- und Druck-Pumpe zu vergleichen. Der Saug-Akt erzeugt einen Wasserstrom und die Druckwirkung äußert sich durch den früher erwähnten Stau im Grunde des Tentakel-Trichters. Der, wenn auch nur schwache Überdruck ist nötig zur Betätigung der zweiten Hilfseinrichtung, nämlich des Filters in den intertentakularen Räumen. Wird dem Wasser eine Suspension von Karmin- oder Kohle-Pulver zugesetzt, um den Vorgang der Auslese fester Teilchen zu verfolgen, dann zeigt sich, daß die Korpuskeln in der distalen Region der Tentakel-Krone an den Seitenkanten der Tentakel in eine rotierende Bewegung versetzt werden. Dabei scheinen sie in einen Schleimfaden eingeschlossen zu werden. In dem proximalen Abschnitt läßt sich dann ein nach dem Munde hinfließendes Nahrungsband verfolgen. *Bei Plumatella* Lamarck und *Cristatella* Cuvier werden die Nahrungsbänder der einzelnen Tentakel von der Flimmer-Rinne der Lophophor-Arme aufgenommen und zum Munde gebracht, über welchen sich das Epistom wie eine Hohlkehle wölbt, ohne die Nahrungsstraße zu behindern (Figur 428, 429).

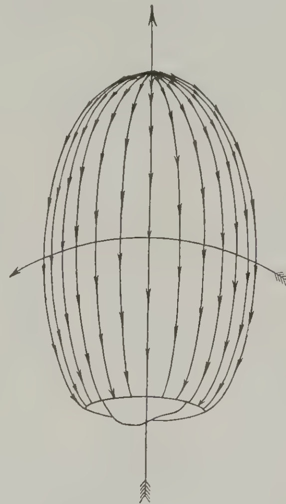
Nicht selten ereignet es sich, daß in den Fangtrichter der Tentakel-Krone Objekte gelangen, die durch ihre Größe oder durch andere Eigenschaften einen Reiz ausüben. In solchen Fällen werden diese Objekte heftig hinausgeworfen, förmlich geschossen, oder sie verlassen den Tentakel-Apparat durch die Zwischenräume zwischen den Tentakeln. Wird nur ein einzelner Tentakel auf besagte Weise gereizt, dann weicht er dem Reize durch ein mehr oder weniger starkes Krümmen des Tentakel-Endes aus. Solche nötigen Eigenbewegungen können die Tentakel Dank des Besitzes von Längsmuskelfasern ausführen. Eine gewisse selbständige Beweglichkeit besitzt übrigens die ganze Tentakel-Krone, denn sie wird durchaus nicht immer starr gehalten, sondern kann nicht nur Beugestellungen einnehmen, sondern sogar langsame Rotationsbewegungen ausführen.

Die auf die geschilderte Weise gewonnene Nahrung wird in den Mund und Pharynx durch Wimperaktion übergeführt, um dann den Weg durch den Darmtraktus zu nehmen. Auf eine besondere Einrichtung zur Entfernung unerwünschter Körper aus dem Munde bei *Flustrella hispida* O. Fabricius verweist D. Atkins (1932 Seite 416ff.). Sie besteht darin, daß vom Mund aus eine Flimmer-Rinne zwischen den 2 mittleren oralen Tentakeln an den Rand des Lophophors eine Abzugrinne bildet (Figur 493).

Wimperbewegung der Larven. — Die Fortbewegung der Larven der Bryozoen im Wasser findet ausschließlich durch Wimperung statt. *Bei den Larven der Stelmatopoda* ist der Motor die Bewimperung des als Corona bezeichneten Prototroch. *Cyphonautes* schwimmt mit dem Scheitel-Organ voran in horizontaler Lage (Figur 391). In dieser Stellung wirkt die Fläche



Figur 493.



Figur 494.

Figur 493. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius: *Frontalansicht der Tentakel-Krone.* (*NG*) Zerebralganglion; (*M*) Mund; (*Fl*) Flagellum; (*RT*) Flimmer-Rinne zwischen 2 Tentakel als Fortsetzung einer solchen Rinne im Pharynx. Diese Flimmer-Rinne zusammen mit dem Flagellum dienen dem Hinausschleudern schädlicher Partikelchen des Nahrungs-Stromes. Vergrößerung 150-fach. (Nach D. Atkins 1932 und H. Prouho 1892)

Figur 494. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Habitusbild der Larve der Lophopoda. Schema der Bewimperung und des Zilienschlages der Larve.* An dem nach unten gekehrten Pol befindet sich die Öffnung des Mantels. Mit dem Gegenpol erfolgt die Festsetzung. *Die Pfeile an den Meridianen* zeigen die Richtung des Zilienschlages, *der nach links weisende Pfeil* die Rotationsrichtung *und der Pfeil in der Körper-Achse* die Schwimmrichtung der Larve an. (Nach F. Braem 1890)

der 3-eckigen Schale dem Absinken entgegen. Wenn die Festsetzungs- und Verwandlungs-Bereitschaft eintritt, kriecht diese Larve mit den Wimpern der Corona am Substrat dahin, wobei dieses mit dem birnförmigen Organ abgetastet wird. Die Schale wird bei dem Kriechen senkrecht zur Unterlage gestellt. Während *Cyphonautes* durch etwa 2 Monate eine pelagische Lebensweise führt, schwimmen *die Larven anderer Stelmatopoda* höchstens 1 Tag. Abänderungen in der Bewegungsweise der Wimpern beim Schwimmen und Kriechen lassen darauf schließen, daß ihre Aktion einer Steuerung unterliegt.

Während des pelagischen Lebens erbeutet *der Cyphonautes* die Nahrung dadurch, daß er das birnförmige Organ vorstreckt und wieder einzieht. Dabei funktioniert das Büschel langer, starrer Tasthaare dieses Organs wie ein durchs Wasser gezogenes Sieb.

Der Larve der Lophopoda dient für die Zeit ihres Schwärmens im Wasser durch etwa 6 bis 10 Stunden das Wimperkleid ihres Mantels als Motor. Schon vor der Geburt rotiert sie im Uterus. Die Zilien sind auf Meridianen angeordnet und ihre Erregung und Steueruung erfolgt von einer nervösen Verdickung, einer Art Nervenplatte, am apikalen Pole der eiförmigen Larve. Beim Schwimmen dreht sie sich um ihre Längsachse (Figur 494).

Das Ausschwärmen *der Lophopoden-Larven* geht meist in der Nacht und am frühen Morgen vor sich, unter Umständen in solchen Mengen, daß eine weiße Wolke im Wasser entsteht (C. Wesenberg-Lund 1939 Seite 576).

Atmung. — Als zweite Aufgabe hat die Tentakel-Krone der Bryozoen der Atmung zu dienen, deshalb kann man sie auch als eine adaptive Kieme betrachten. Ferner kann sich der Gasaustausch überall dort am Körper abspielen, wo die Körperwand für den Ablauf der Gasosmose dünn und durchlässig genug ist. Solche Körpergebiete sind die Wand des Lophophors und das Kamptoderm. *Bei denjenigen Formen, deren* Außenskelett unverkalkt und *dünn ist*, kann auch im Gebiet des Rumpfes Haut-Atmung stattfinden. *Unter den Meeres-Bryozoen* mit kalkig inkrustiertem Außenpanzer ist dieser von Porenkanälen durchsetzt, die von der Leibeshöhle durch eine für den Gaswechsel geeignete Grenzmembran getrennt werden (Figur 285).

Die Gebiete des Körpers, in welchen die Atmung vor sich geht, lassen sich mit Hilfe der Vitalfärbung unter Verwendung der Leukobase von Vitalfarbstoffen oder durch Behandlung mit verdünnter Lösung von Kaliumpermanganat zur Anschauung bringen, indem auf diese Weise Oxydationsorte nachgewiesen werden.

Als Hilfseinrichtung des Atem-Mechanismus dient die Strudelung durch die Wimpern der expandierten Tentakel-Krone. Muß aber dieser Apparat eingezogen gehalten werden, dann tritt die Haut-Atmung allein in Funktion.

Der Austausch der Atemgase findet daher immer an Grenzmembranen, die durch Epithelien dargestellt sind und durch das Zytoplasma, statt. Von der Außenfläche aus dringt der Sauerstoff entsprechend seinem Gefälle in das Körper-Innere ein, während von hier die Kohlensäure abfließt. In der Leibeshöhle ist das Vehikel der Gase die Leibeshöhlen-Flüssigkeit mit einer entsprechend hohen Spannung von Kohlendioxyd und einer niedrigeren Tension von O_2.

Nicht unterschätzt darf also die Haut-Atmung bei den Bryozoen in ihrer Leistung werden. Sie wird auch bei Vorhandensein eines dicken und verkalkten Außenskelettes durch Poren und Kanälchen des Panzers ermöglicht.

Die Forderung, daß Leibeshöhlen-Flüssigkeit die Grenzmembran zum Zwecke des Transportes der Atemgase ständig bespült, wird auf 2 Wegen erfüllt. Einmal ist es die Zölom-Bewimperung, welche eine Zirkulation des Liquors unterhält und für den Wechsel desselben an den Atemstellen sorgt. Eine 2te Möglichkeit für eine ausgiebige Durchmischung der Leibeshöhlen-Flüssigkeit bis in versteckte Winkel ist durch die Bewegungen der Darmschleife bei der Invagination und Evagination gegeben. Sie wirkt bei ihren Exkursionen auf und ab wie der Stiefel einer Kolbenpumpe im Sinne des Ansaugens und des Auspressens. So tritt also an Stelle eines fehlenden Blutgefäß-Systems die Hämolymphe in den Dienst der Atmung. Ein Atempigment ist bei den Bryozoen nicht nachgewiesen. Da der Liquor *bei marinen Bryozoen* eine leicht grünliche Färbung erkennen läßt, wäre das Vorhandensein eines respiratorischen Pigmentes aber

doch nicht ausgeschlossen. Wünschenswert wäre das Sauerstoffbedürfnis dieser Tier-Gruppe festzustellen, die Bryozoen sozusagen auf ihren Sauerstoffkonsum zu eichen. Mit Hilfe der gut ausgebildeten experimentellen Technik wäre dieses Thema unschwer zu bearbeiten.

Muskelbewegung. — Das Einziehen und Ausstrecken der Tentakel-Krone geschieht ausschließlich durch Muskelkontraktion. *Bei den einzelnen Unterordnungen der Bryozoen* ist der Mechanismus in seiner Detailausführung verschieden. Um die Begründung dieser zum Teil recht komplizierten Verhältnisse haben sich L. Calvet (1900), S. F. Harmer (1903), G. M. R. Levinsen (1909), F. Canu & R. S. Bassler (1922, 1926), E. Marcus (1923, 1926) und F. Borg (1923, 1926) bemüht. Über die anatomischen Grundlagen wurde bereits Seite 279, 308, 373 berichtet. Vom Standpunkt der Leistung beruhen die besagten Bewegungen auf hydrostatischen Gesetzen. Diese Bewegungen lassen sich durch folgendes einfaches Schema verständlich machen.

Der Bryozoen-Körper kann als ein halbstarrer, aber immerhin elastischer, mit Flüssigkeit gefüllter Schlauch betrachtet werden. In diesem Flüssigkeitsraum ist das Darmrohr durch eine dünne Verbindungsmembran (Kamptoderm) aufgehängt. Zwischen dem Druck des Außenwassers und dem der Leibeshöhlen-Flüssigkeit soll zunächst Gleichgewicht angenommen werden. Damit nun das Ausstrecken der Tentakel-Krone erfolgen kann, muß ein Überdruck in der Zölomflüssigkeit hergestellt werden. Das geschieht im wohl ursprünglichen Falle (*Ctenostomata*) durch Kontraktion der Ringmuskulatur der Leibeswand. Der Überdruck findet eine Angriffsstelle am Darm, der in der Leibeshöhle geborgen liegt. Wenn die Rückziehmuskeln erschlafft sind, gibt dieser dem erhöhten Binnendruck nach und wird passiv so weit vorgeschoben, wie dies das Kamptoderm und der Funiculus gestattet. Gleichzeitig mit der Ringmuskulatur hatten sich auch die Parietovaginalmuskeln zur Eröffnung des Orificiums und Vestibulums kontrahiert gehabt. Der bestehende Überdruck in der Leibeshöhlen-Flüssigkeit pflanzt sich bis in die Tentakel-Höhlen fort, wodurch der Turgor der ganzen Tentakel-Krone unterhalten wird.

Das Zurückziehen des expandierten Darm-Komplexes wird damit eingeleitet, daß der nervöse Impuls von den Muskeln, die die Evagination bewirken, auf die Rückziehungsmuskeln übergeleitet wird. Diese beiden Phasen der Bewegung des Darmes plus Tentakel-Krone werden also durch Umsteuerung des Nervenstromes und der Nervenerregung abwechselnd von der einen auf die andere antagonistische Muskelgruppe bewirkt.

Die Voraussetzung so einfacher Verhältnisse für die Mechanik der Bewegung des Darm-Komplexes ist nur *bei einigen Untergattungen der Bryozoen*, so bei *den Ctenostomata* und *den Lophopoda*, erfüllt. Bei anderen ist das chitinöse Außenskelett durch Einlagerung von Kalksalzen starr geworden, so zum Beispiel *bei den Cheilostomata ascophora*, und im Zusammenhang damit kann es zu einer Rück- und Umbildung der Ringmuskulatur der Leibeswand kommen. In diesen Fällen hat sich die Hilfseinrichtung des Kompensations-Sackes herausgebildet. Seine Leistung besteht darin, daß er, indem die Kontraktion der Parietalmuskeln sein Volumen vergrößert, den nötigen Überdruck in der Leibeshöhlen-Flüssigkeit zur Expansion des Darm-Komplexes erzeugt.

Noch anders ist die Einrichtung zur Expansion *bei den Cyclostomata*, bei welchen die Leibeswand durch die Bildung von *Kryptozysten* ganz starr gemacht

sein kann. Der Überdruck wird hier in dem Gebiet des Orificiums durch Kontraktion der Musculi extensores vestibuli erzeugt und diese spannen dann gleichzeitig den Membransack an, in welchem die Darmschleife eingeschlossen ist. Auf diese Weise wird also nur innerhalb des Sackes ein Überdruck hervorgerufen, der zur Evagination des Tentakel-Apparates führt (Figur 379).

Das Ausstülpen des Halses und das Entfalten der Tentakel-Krone geht langsam und ruckweise vor sich — sozusagen vorsichtig —, das Einziehen dagegen blitzartig schnell im Sinne einer raschen Flucht. Es wurde bereits erwähnt, daß die gesamte Bewegungs-Muskulatur aller Bryozoen nach Untersuchungen von E. Marcus (1926 Seite 314 und folgende) vom glatten Typus sein soll. Eine Ausnahme mache nur die Muskulatur der Avikularien und Vibrakularien *einiger bestimmter Arten*, bei welchen sie quergestreift sei. Diese Angaben stehen jedoch im Gegensatz zu den Untersuchungsergebnissen anderer Autoren.

Selbständige Bewegungen der Zoide. — In den meisten Fällen sind die Individuen eines Zoariums starr miteinander verbunden. Aber es gibt Ausnahmen. Verwiesen sei zunächst auf die Bewegungen, welche Avikularien und Vibrakularien mittels eigener Muskeln in ihrer gelenkigen Verbindung am Zoid ausführen können. Diese Eigenbewegungen werden durch Außenweltreize ausgelöst. Von Stelmatopoden-Formen mit bewegbaren Zoiden und Kenozoiden hat E. Marcus (1925, 1926) die Bewegungsfähigkeit von *Mimosella* Th. Hincks analysiert, deren Stielglieder durch Muskeln zu Eigenbewegungen in Gelenken befähigt sind. Überdies können sich in diesem Falle die Zoiden bei der Evagination wie die Blättchen eines Mimosenblattes auseinanderlegen und bei der Invagination eng zusammenschmiegen.

Unter allen Bryozoen-Formen sind *Monobryozoon ambulans* A. Remane, *Cristatella* Cuvier, *Lophopus* Dumortier und *Lophopodella* Hyatt allein zum Kriechen und zur Ortsveränderung befähigt. Beobachtungen dieses bemerkenswerten Kriechphänomens *von Cristatella und Lophopus* reichen bis auf J. Dalyell (1848) zurück. Aber auch junge Statoblasten-Kolonien *anderer Lophopoden-Gattungen* zeigen nach der Festsetzung eine geringe Beweglichkeit zur Ortsveränderung (C. Wesenberg-Lund 1939 Seite 587). Es wurden über das Zustandekommen dieser Erscheinung in der folgenden Zeit verschiedene Theorien aufgestellt, die sich aber durch Untersuchungen von E. Marcus (1926) als nicht stichhaltig erwiesen haben. Das Kriechen kommt nämlich allein durch Kontraktionen der Körperwand-Muskulatur *der Cristatella-Kolonie* zustande. Vornehmlich ist daran die Muskulatur der zu einer Kriechsohle ausgebildeten basalen Koloniewand beteiligt. Als Schmiermittel am Substrat dient Sekret, welches von der oberen Leibeswand produziert wird und nach unten abfließt. Für Versuche zum Studium der Ortsveränderung erwiesen sich besonders geeignet, junge, eben aus Statoblasten geborene Kolonien von *Cristatella* Cuvier. Ihre Bewegungen sind auf Grund der in Zickzacklinien verlaufenden Bewegungsbahnen unorientiert und photophobotaktisch.

Monobryozoon ambulans A. Remane bewegt sich (nach A. Remane 1936, 1938) mit Hilfe von schlauchartigen und füßchenförmigen Ausstülpungen der Leibeswand im Gebiete des Hinterendes. An den Spitzen der »Füßchen« sezernieren Drüsen-Zellen ein Sekret, mit dessen Hilfe sie sich vorübergehend an Sandkörnchen ankleben. Der Entdecker dieser merkwürdigen Bryozoen-Form bezeichnet die Bewegungen als ein Schieben.

Verdauung. — Bei der Verarbeitung der Nahrung im Darme laufen zwei Vorgänge nebeneinander her, und zwar ein mechanischer, der für die Passage der aufgenommenen Nahrung durch das Darmrohr sorgt, und der zweite ist ein chemischer und betrifft die eigentliche Verdauung.

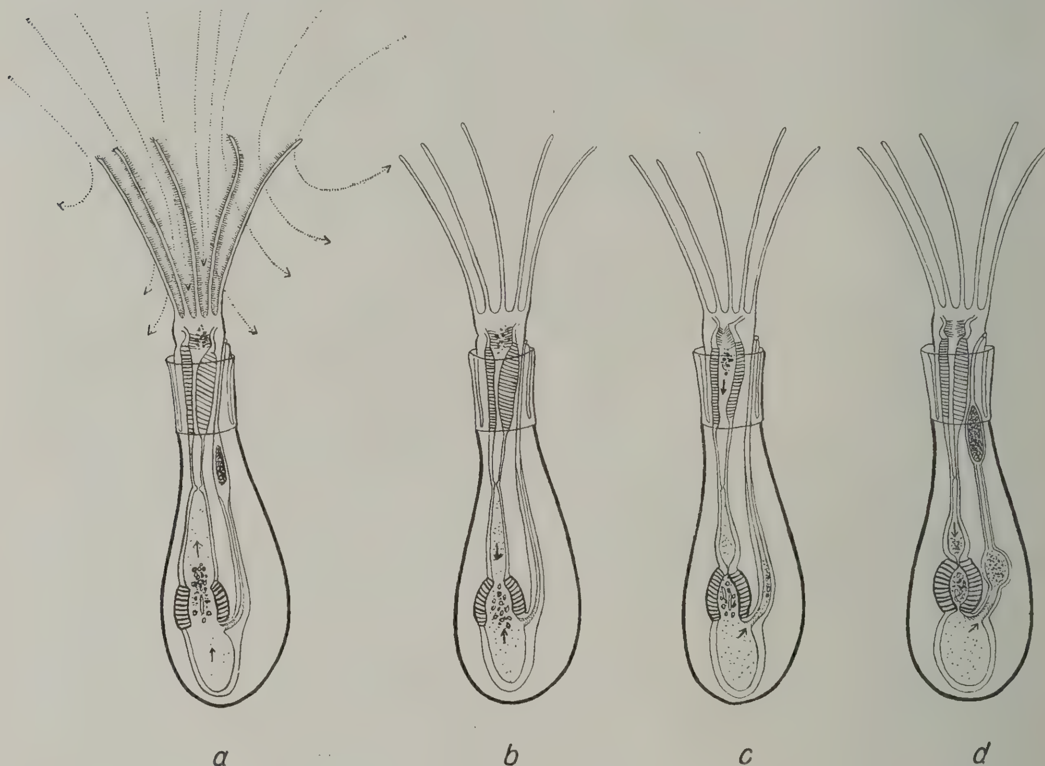
Die vom Tentakel-Apparat bei den Bryozoen gesammelte Nahrung wird durch Wimper-Aktion in den Pharynx gebracht. Sobald sich hier eine entsprechende Portion angesammelt hat, wird sie durch einen Schluck-Akt in den Ösophagus und weiterhin in den Magen geschoben. Beim Schlucken muß der Mund nicht immer geschlossen sein; manchmal ist dieser Vorgang auch vom Einziehen der Tentakel-Krone begleitet. *Bei den Lophopoda* wölbt sich das Epistom wie ein Schutzdach über die Mund-Öffnung, aber so, daß das Zufließen des Nahrungsstromes in der Flimmer-Rinne der Lophophor-Arme nicht behindert ist. Während des Hinunterschluckens der Nahrung verschließt das Epistom nicht die Mund-Öffnung. Unter Umständen kann man beobachten, daß es auch nach der Neuralseite zurückgebogen wird.

Während die Nahrung den Ösophagus am Wege zum Magen passiert, werden Nahrungsobjekte durch eine peristaltische Welle seiner Wand zerquetscht. *Im Kreise der Ctenostomata* (*Zoobotryon* Chr. G. Ehrenberg) ist die Speiseröhre in einen dünnwandigen Kropf und noch in eine Spezialabteilung, den Kaumagen, differenziert. In letzterem sind die Zellen eines hohen Epithels an ihren freien Enden zu zahnartigen Bildungen verhornt, die in Verbindung mit einer sehr kräftigen Muskulatur für die Zerkleinerung der Nahrung sorgt. Insbesondere werden so größere Objekte, wie Dinoflagellata und Radiolaria bis 230 μ Durchmesser, zerbissen. In dem anschließenden Magen vermengen sich die hier sezernierten, verdauenden Säfte mit dem Mageninhalte. Die eigentliche Verdauung geschieht im Magen portionenweise. Während dieses Vorganges schließt sich *bei Zoobotryon* Chr. G. Ehrenberg zunächst die Ringklappe am oralen Ende des Kropfes, der Pylorus des Magens ist auch geschlossen. Nun setzt eine lebhafte Peristaltik vom Magen bis zum Kropfe ein. In bezug auf die Mechanik des Kaumagens sei folgendes eingeschaltet. Seine Muskularis besteht nur aus einer sehr starken Ringmuskulatur, durch deren Kontraktionen das Zerdrücken und Zerkleinern der Nahrungsobjekte erfolgt. Das Füllen des Kaumagens mit Speisebrei geschieht infolge von retroperistaltischen Bewegungen des Magens durch die Kontraktion der kräftigen Ringmuskulatur des Magen-Blindsackes. Die Ringmuskulatur des Kaumagens und des Coecums arbeiten also antagonistisch. Auf diese Weise wird der Mageninhalt durch das Hin- und Herschieben und Pressen durchgemischt und durchgeknetet. Es entsteht ein stark verflüssigter Speisebrei, in dem unverdaute Partikelchen suspendiert sind. Auch während des invaginierten Zustandes dauern diese peristaltischen Bewegungen an. Die Resorption der gelösten Bestandteile der Nahrung erfolgt zum Teil schon im Ösophagus, der Hauptsache nach im Magen. Schließlich gelangen die unverdauten Reste durch den eröffneten Pylorus in das Intestinum, in dessen Wimper-Kammer die Rückresorption des Wassers erfolgt, und aus den Rückständen bilden sich schließlich spindelförmige Fäzes, die durch den After ins Freie gelangen. Der Durchgang des Kotes durch den Enddarm geht langsam vor sich.

In Figur 495 wurde versucht, einige Phasen der Peristaltik des Darmes von *Zoobotryon* Chr. G. Ehrenberg im Bilde festgehalten. In ähnlicher Weise wird auch *bei den Lophopoda* die Nahrung durch die Peristaltik des Magens mechanisch bearbeitet.

Die Phasen der Tätigkeit, wie diese in histologischen Bildern der Zellen der Darm-Epithelien zum Ausdruck kommen, hat G. Becker (1937) mit Hilfe besonderer Färbemethoden zur Darstellung gebracht und durch ausgezeichnete Abbildungen belegt. Darüber wurde bereits berichtet (Seite 370).

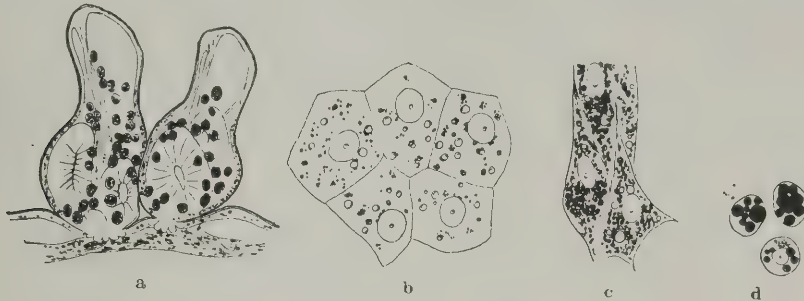
Über das Schicksal der in den Darm von *Zoobotryon* Chr. G. Ehrenberg aufgenommenen Nahrung sind Untersuchungen von E. Ries (1936) sehr aufschlußreich. Die Verdauung von Eiweiß erfolgt extrazellulär im Magenlumen, die Resorption im



Figur 495. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Ch. G. Ehrenberg: *Phasen der Darm-Bewegung und des Darm-Inhaltes.* ***a*** An der Tentakel-Krone ist der Aspirations-Strom *durch Pfeile* dargestellt. Bei Verschluß der Klappe des Ösophagus wird durch Kontraktion des Coecums der Darm-Inhalt durch den Kropf, Kaumagen und Magen hin und hergetrieben. ***b***, ***c*** Es folgt nun die Kontraktion des Kropfes und des Coecums, infolgedessen Anschoppung der Nahrung im Kaumagen. ***d*** Kontraktion des letzteren und Zerquetschen der Nahrung; indessen tritt der Magen-Inhalt in das Rectum über. (Nach dem Leben. Original)

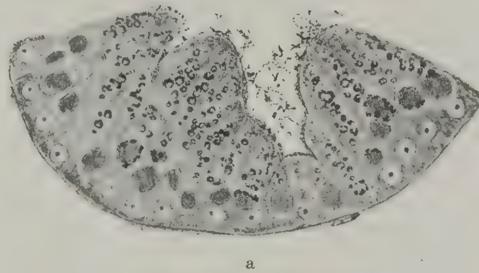
Magen und Intestinum. Der Abbau von Stärke, die in heißem Meerwasser gequollen worden war, konnte ebenfalls festgestellt werden. Bemerkenswert ist die Verteilung des Glykogens auf dem Wege des Funikulargewebes über das ganze Zoarium und besonders die Deponierung an den Proliferationspunkten. Fette werden nur auf dem Wege der Phagozytose in die Epithel-Zellen aufgenommen, intraplasmatisch verarbeitet und in feine Fettkügelchen aufgelöst, welche dann dem Organismus direkt zur Verfügung stehen. Gelösten Eisenzucker nehmen die Versuchstiere auf und kondensieren ihn zu Granula. Andere, nicht zu Nahrungsstoffen zählende Verbindungen und Restprodukte des Stoffwechsels werden von den Magen-Zellen phagozytiert und in »Exkretschollen« gespeichert. Schließlich werden sie mit dem braunen Körper ausgestoßen (Figur 496 bis 498).

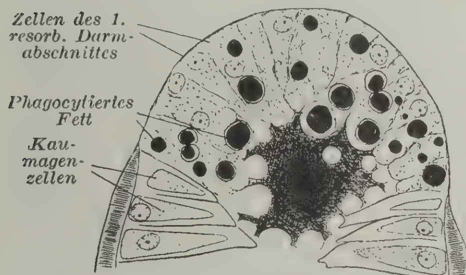
Die von Ries beschriebenen »Lipochondrien« spielen bei der Aufnahme und Verarbeitung von basischen lipoidlöslichen Vitalfarbstoffen und von Eisen eine Rolle. Die p_H-Werte wurden im Magen mit 6,5 bis 7, im Rectum und in der Hämolymphe mit 8 bis 8,2 ermittelt. Die Ergebnisse seiner mühevollen Untersuchungen



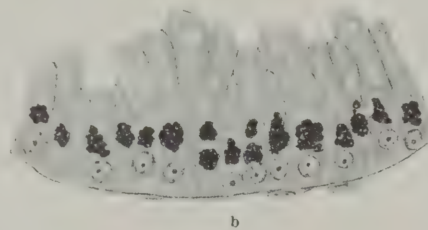
Figur 496.

Figur 496. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *Glykogen-Verteilung im Zoarium.* ***a*** 2 Autozoiden-Knospen mit Ansammlung von glykogenreichen Lymphozyten. ***b*** Stoloniales Epithel mit feinen Glykogen-Körnchen. ***c*** Stoloniales Mesenchym mit reicher Glykogen-Speicherung. ***d*** Lymphozyten aus dem Stolo mit Glykogen-Schollen. (Nach E. Ries 1936)





Figur 497.



Figur 498.

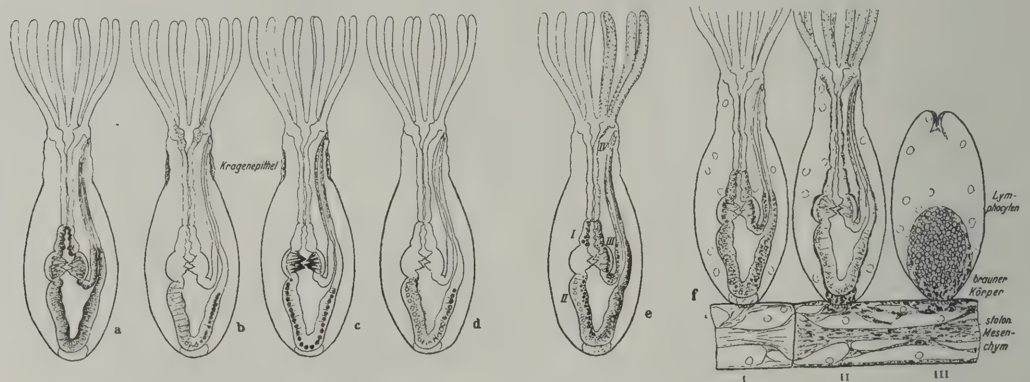
Figur 497. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *Fett-Phagozytose durch die Zellen des resorbierenden Epithels des Kropfes 2 Stunden nach der Fütterung mit Milch.* (Nach E. Ries 1936)

Figur 498. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *Tusch-Phagozytose durch die Zellen des Blind-Sackes des Magens*; ***a*** 9 Stunden nach dem Tusch-Zusatz, Adsorption von Tusch-Granula an der freien Fläche des Epithels, anschließend Speicherung von Tusch-Granula in Vakuolen und die Bildung von Speicherexkret-Schollen; ***b*** 24 Stunden nach der Tusch-Fütterung. Aller Tusch ist in Speicherexkret-Schollen eingelagert. (Nach E. Ries 1936)

hat E. Ries in einer Schemenreihe in bester didaktischer Form zur Darstellung gebracht. Diese Lehrreihe, wie auch einige seiner histologischen Darstellungen sind zur Ergänzung des Textes in den Figuren 499 ***a*** bis ***f*** wiedergegeben.

Die Arbeitsteilung in den Aufgaben, die der Darm der Bryozoen zu erfüllen hat, ist so durchgeführt, daß der Pharynx und Ösophagus in erster Linie zur Durchleitung der Nahrung in den Magen dient. Auf diesem Wege werden ihr Sekrete beigemischt, die auf ihre chemische Wirkung nicht untersucht sind, die aber auf

Grund des optischen Eindruckes zur Anfeuchtung und als Schmiermittel dienen mögen. Der Ösophagus kann durch Muskel-Aktion einen mechanischen Aufschluß der gefressenen Lebens-Formen durch Zerdrücken bewirken. Dem Magen fällt die Verdauung von Eiweißverbindungen, Kohlehydraten auf extrazellulärem und des Fettes auf intraplasmatischem Wege und überdies die Resorption der abgebauten Nahrung zu. Außerdem werden Exkrete durch das Magen-Epithel zum Teil ausgeschieden, zum größeren aber von ihm bis zum Grade der Funktionsbehinderung des Plasmas gespeichert. Das Endstadium dieser Funktionsfolge des Darmes und speziell des Magens ist der »braune Körper« als Exkretdepot.



Figur 499. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *schematische Darstellung der Aufnahme, Verdauung und Abgabe von Stoffen durch den Darm.* ***a*** Die resorbierenden Darm-Abschnitte punktiert, die exkretorisch tätigen schraffiert (Rektum). — ***b*** Nach Fütterung von Eisen-Saccharat granulöse Speicherung im Epithel des Halses, des Pharynx, diffuse Aufnahme in die Zellen des Coecums (links) und Speicherung als Exkret-Schollen (rechts). — ***c*** Vitalfärbung mit Pyrrolblau, granuläre Speicherung im Epithel des Halses und Rectums, diffuse Durchtränkung der Kaumagen-Zähne und Speicherung als Exkret-Schollen in den Zellen des Coecums. — ***d*** Phagozytose unverdaubarer Stoffe durch die Zellen des Coecums. — ***e*** Fett-Fütterung. (*I*) Fett-Phagozytose durch den Ösophagus und Kropf in 1 bis 3 Stunden; (*II*) dasselbe im Coecum nach 2 bis 5 Stunden; (*III*) das phagozytierte Fett wird intraplasmatisch in kleinere Tröpfchen zerteilt, nach 3 bis 15 Stunden; (*IV*) Verteilung des resorbierten Fettes an alle Autozoide und Fettspeicherung durch Lipochondrien der verschiedenen Zell-Systeme. — ***f*** Glykogen-Speicherung und -Transport nach Fütterung mit gequollener Kartoffelstärke. (*I*) große Glykogen-Schollen in allen resorbierenden Darm-Abschnitten nach 3 bis 15 Stunden; (*II*) Verteilung des Glykogens in Autozoiden und Abtransport durch die Funiculus-Zellen in den Stolo nach 20 bis 40 Stunden; (*III*) Abtransport von Glykogen aus einem »braunen Körper« in den Stolo und Speicherung im Epithel und Mesenchym desselben. (Nach E. Ries 1936)

In der Wimperkammer des Intestinums findet die Eindickung des Darminhaltes durch Rückresorption des Wassers und durch die rotierende Wirkung der Wimper-Auskleidung die Formung der Fäzes statt. Der Enddarm dient lediglich als Ausleitungskanal der Fäzes.

Aus der Länge der Zeit, während welcher sich im Darme die Verdauung der Nahrung abspielt, läßt sich eine Anpassung der Bryozoen an den jeweiligen Nahrungsgehalt des Wassers erkennen. Es wird nämlich, um dies an 2 Extremfällen zu zeigen, bei sehr reichlicher Nahrung der Darm rasch gefüllt, ihr Abbau erfolgt in kurzer Zeit, aber in unvollkommener Weise. Dies ist an den zum Teil ganz unverdauten Nahrungsobjekten in den Fäzes zu ersehen. Bei kärglichem Futter sind die Funktionen zeitlich sehr verlängert. Damit wird eine Abschwächung des Hungerzustandes erreicht, der im freien Leben bei anhaltend stürmischem Wetter im Schelfgebiet des Meeres eintritt. Allerdings ist dann auch der Stoffabbau durch Verminderung der aktiven Arbeit ein geringerer.

Exkretion. — Zur Ausscheidung von unbrauchbaren und giftigen Restprodukten des Stoffwechsels besitzen unter den Bryozoen *nur die Lophopoda* Organe vom morphologischen Werte von Nephridien. Das Intertentakularorgan, in anderen Fällen der Zölomoporus, welche Einrichtungen *wenigen Vertretern der Cheilostomata und Ctenostomata* auch nur während der Geschlechts-Reife zukommen, sind ihrem Wesen nach Gonodukte. Nur der sogenannte Gabelkanal von *Cristatella* Cuvier, der die Form von Nierenkanälen besitzt, sammelt und scheidet exkretbeladene Amöbozyten aus. Wenn auch der Charakter dieser Bildung als Nephridium bezweifelt wird, steht doch der Gabelkanal in enger Beziehung zur Exkretion und verdient deshalb als ein adaptiertes Exkretions-Organ betrachtet zu werden.

Die Sammlung und Ausscheidung von Exkreten besorgen in erster Linie Zellen des Epithels der Tentakel, aber auch an anderen Stellen der Leibeswand erfüllt sich dieser Vorgang. Der Weg der Abfallstoffe von den Organen in die Leibeshöhlen-Flüssigkeit und weiter über die Leibeswand als aufnehmendes und abgebendes Organ nach außen ist ja ein kurzer. Eine direkte Verbindung zwischen Zölom und Außenwelt wäre durch den Porus an der Spitze der Tentakel gegeben. Das Vorhandensein dieser Kommunikation, die als Zölomoporus bezeichnet werden könnte, scheint eine allgemeine Erscheinung bei den Bryozoa zu sein. Aber diese Verbindung dürfte nicht so sehr zur direkten Ausleitung von Zölom-Flüssigkeit dienen, als vielmehr von Amöbozyten. Den »oralen« Drüsen hat ihr Entdecker A. Waters (1892) die Aufgabe der Exkretion zugesprochen. Diese Organe sind aber *bei nur wenigen Vertretern der Ascophora* (*Cheilostomata*) gefunden worden und würden noch einer genaueren Untersuchung bedürfen.

Die Unschädlichmachung der Exkrete wird aber auch zum großen Teil auf dem Wege des Epithels des Magens und des Rectums erreicht, und zwar auf 2-fache Weise; einmal durch direkte Ausscheidung in das Darmlumen in der Form von Exkretschollen und außerdem durch Speicherung im Zellplasma selbst. Dadurch wird mit der Zeit die Funktion der Darm-Epithelien gestört und der Darm hört schließlich auf zu arbeiten. Er wird zu einem Fremdkörper, dem »braunen Körper«, der in sich abgekapselte Exkretstoffe enthält. Als solcher bleibt er in der Leibeshöhle des Rumpfes liegen oder er wird vom Darm eines Nachbar-Individuums aufgenommen und ausgeschieden.

Eine wichtige Rolle bei den Vorgängen der Exkretion spielt jedenfalls die Zölom-Flüssigkeit als eine Sammelstation, und ferner die Amöbozyten, die Exkrete phagozytieren oder in sich vielleicht ausfällen. Dieser Vorgang ist aber bisher nicht untersucht worden.

Nach Versuchen von St. S. Przyłecki (1926 Seite 176) sind die Bryozoen nicht befähigt, Harnsäure abzubauen. Für *Lophopus* B. Ch. Dumortier nimmt E. Marcus (1934 Seite 526) an, daß die Exkretion von Ammoniak in der Form von Ammoniumhydroxyd (NH_4OH) erfolge.

Der Mangel besonderer Exkretions-Organe und ihre Substitution durch adaptive Einrichtungen, diese beiden Merkmale gehören zu dem Komplex von Eigenschaften, welche die Bryozoen als vereinfachte Lebens-Formen erscheinen lassen.

Geschlechts-Physiologie. — Über die mit der Fortpflanzung in Zusammenhang stehenden Morphen ist eine umfangreiche Literatur mit Erbringung

eines großen Tatsachenmaterials geschaffen worden. Wenig erforscht sind dagegen die funktionellen Grundlagen des Geschlechtslebens der Bryozoen. Einige Anhaltspunkte lassen sich in dieser Hinsicht aus dem Leben während eines Jahreszyklus der Moostiere gewinnen. Die aktive Lebens-Periode während der Vegetationszeit wird nach Ablauf derselben mit dem Zurückgehen der Nahrung, dem Sinken der Temperatur und auf Grund anderer Faktoren und vielleicht auch aus Mangel innerer Anregung so weit zum Abschluß gebracht, daß die vitalen Vorgänge auf ein Minimum eingestellt bleiben. Die Überwinterung geschieht entweder in diesem reduzierten oder eingezogenen Zustand der Kolonie oder in Form von Winterknospen (Hibernacula *der Paludicella* B. Gervais) oder als Statoblasten (*Lophopoda*). Für Stapelstoffe, wie Glykogen oder Dotter, ist in diesen Bildungen vorgesorgt.

Von Interesse ist der Befund, daß *bei den Lophopoda* die Vermehrung durch Statoblasten und auf geschlechtlichem Wege nach der geographischen Breite und unter dem Einfluß des Klimas insofern graduell verschieden betätigt wird, als im Norden (Grönland, Dänemark) die Fortpflanzung durch Statoblasten gegenüber der Bildung von Larven stärker hervortritt oder sogar allein herrschend ist, während in Mittel- und Süd-Europa auch das Prinzip geschlechtlicher Zeugung sehr in Erscheinung tritt (C. Wesenberg-Lund 1939 Seite 383).

In unseren Breiten weckt im Frühjahr vor allem die steigende Temperatur die Tätigkeit der Enzyme und des Protoplasmas. Auf Grund guter Ernährung setzt nun in den überwinterten Kolonien oder in den Dauerknospen eine lebhafte Vermehrung durch Knospung ein. Gefördert wird dieser Vorgang durch Deponierung des Glykogens an den Stellen der Knospenbildung. Dann folgt das Stadium, in welchem es zur Erzeugung von Geschlechts-Produkten kommt. Vermutlich werden auch in diesem Falle hormonale Stoffe den Anstoß hierzu geben.

Soweit es sich auf Grund der anatomischen Kenntnisse beurteilen läßt, können die Eier bei der geschlechtlichen Fortpflanzung *im Kreise der Stelmatopoda* nur autogam befruchtet werden, da sich Spermien infolge der Abgeschlossenheit der Zoide nicht einmal von Nachbarzoiden an der Besamung beteiligen können. Ob durch das Intertentakularorgan oder durch den Gonoporus bei der Ei-Ablage nach außen gelangenden Spermien zur Besamung von Eiern fremder Zoide dienen können, ist nicht ermittelt. *Bei den Lophopoda* stehen aber die einzelnen Individuen untereinander in Verbindung und infolgedessen ist hier eine Fremdbefruchtung möglich.

Eine andere sehr beachtenswerte Eigentümlichkeit der Bryozoen ist die, daß bei ihnen das Prinzip der Erzeugung von Knospen einen viel größeren Wirkbereich erlangt hat, als *in anderen Tier-Gruppen*. Nicht allein dient hier die Knospung der ungeschlechtlichen Erzeugung von fertilen Zoiden, sondern es kann auch auf dem Wege von Knospen zur Ausbildung eines reichen Polymorphismus kommen. Ganz einzig ist ferner die Erscheinung, daß die geschlechtliche Entwickelung nur bis zu einem gewissen Punkt geführt wird (*Lophopoda*) oder daß es zu keiner eigentlichen Metamorphose der Larve (*Stelmatopoda*) kommt, weil in beiden Fällen die Organisation des Volltieres auf dem Wege der Knospung erreicht wird. Hierbei dreht es sich eigentlich um Vorgänge der Physiologie der Vererbung, und zwar insofern und deshalb, weil sowohl für den planmäßigen Ablauf der Embryonalentwickelung, als auch für die Bildung der Knospe besondere Erb-

potenzen anzunehmen sind. Die Erbkraft der Knospe erweist sich bei den Bryozoen in ihrem Wirken und Walten als die stärkere und führende.

Zur Geschlechts-Physiologie sind dem reichen Erfahrungsschatze von C. Wesenberg-Lund (1939) folgende Feststellungen entnommen. Zur Entwickelung benötigt eine Zoid-Knospe 35 bis 68 Tage, das Ei ungefähr 4 Wochen und die Periode der geschlechtlichen Fortpflanzung währt 1 Monat. Die Bildung der Statoblasten setzt im Mai oder Juni ein und erstreckt sich bis in den Herbst. Ihr Auskeimen erfolgt normalerweise im nächsten Frühjahr bei Wasser-Temperaturen nicht unter 10° C. Die Keimfähigkeit erhält sich 14 Monate. Das Temperatur-Optimum für das Gedeihen von *Cristatella* liegt bei 24° C und für *Plumatella* bei 16 bis 18° C.

Eine andere beachtenswerte Erscheinung ist die Vielgestaltigkeit, die die Bryozoa auszeichnet und die eine reiche systematische Gliederung dieser Tier-Gruppe bedingt und endlich, daß viele dieser mannigfachen Einrichtungen gerade zu der geschlechtlichen Fortpflanzung in Beziehung stehen. *Ein Teil dieser gestaltlichen Erscheinungen* erweisen sich als bloße Variationen, *der größere Teil aber* ist erblich festgelegt. Auf Grund der gegenwärtig geltenden Anschauungen wäre die letzterwähnte Gruppe als aus Mutationen hervorgegangen zu betrachten. Mag eine Vielgestaltigkeit *auch bei anderen sessilen Tieren* zu verzeichnen sein, sie wird aber kaum *jene der Bryozoa* erreichen. Soweit die Ursachen der Mutation in der Umwelt liegen, läßt sich verstehen, daß die Möglichkeit der Beeinflussung der Erbmasse bei sessilen Tieren eine größere ist, als bei freibeweglichen, weil sich jene den physikalischen Außenfaktoren schwerer entziehen können. Das ist die eine Chance für das Auftreten von Mutationen im besagten Falle. Soweit aber diese durch Störungen oder Unregelmäßigkeiten in der Funktion der Erbmasse selbst bedingt sind, kann die Häufigkeit und Häufung im Falle der Bryozoen durch ihr hohes Alter oder durch die Länge der Zeit ihrer Stammesgeschichte verständlich werden.

In welchem Maße Faktoren der Umwelt die Gestalt und Funktion der Teile einer Bryozoen-Kolonie beeinflussen können, das lehren bemerkenswerte Ergebnisse experimenteller Studien, die E. Marcus (1926) an *Electra pilosa* C. von Linné anstellte. Solange eine Kolonie dieser Tiere einen Kontaktreiz von der Unterlage empfängt, wächst der Kormus am Rande durch Erzeugung von Autozoiden weiter. Wird das Substrat an einer Stelle entfernt oder die Kolonie frei aufgehängt, dann wandeln sich die Randzoiden zu hakenförmig gekrümmten Haftzoiden um. Läßt man neuerdings den Kontaktreiz einwirken, dann gewinnen diese alsbald wieder Autozoidenbeschaffenheit. Im letzteren Falle werden durch Knospung weiterhin normale Nährtiere erzeugt. Die auf dem Wege des Experimentes gewonnenen Feststellungen wurden durch Naturfunde bestätigt und ergänzt. Bei diesen Versuchen trat übrigens auch die Schwerkraft der Erde als ein formbestimmender Faktor in Erscheinung.

Lumineszenz. — Th. Hincks (1880 Seite 135 der Einleitung) berichtet, daß *Membranipora membranacea* C. v. Linné, wenn die Kolonie erschüttert wird, wie ein Flammenmeer aufleuchte. *Bei Membranipora pilosa* C. v. Linné leuchte jedes Zoid auf und das Zoarium könne dann einer »beleuchteten Stadt« verglichen werden. Weiter werden als phosphoreszierende Arten *Scrupocellaria reptans* C. v. Linné und *Valkeria uva* C. v. Linné angegeben. M. Vélain (*Archives de*

Zoologie expérimentale 1877) beobachtete in einer kleinen blauen Grotte der Insel St. Paul bei Amsterdam *eine Bugula* L. Oken, die, wenn das Wasser bewegt wurde, brillant aufleuchtete und dabei den Farbton des Lichtes von Rot nach Grün und Blau wechselte. — Das Aufleuchten auf mechanische Reize hin ist bei marinen Tieren eine häufige Erscheinung auch ohne Vorhandensein von Leucht-Organen und kann unter Umständen durch Leucht-Bakterien, die besonders im Küstenwasser des Meeres verbreitet sind, bewirkt werden.

Ökologie der Stelmatopoda und Lophopoda

Ökologie. — Von den beiden Hauptgruppen der Bryozoen bewohnen **die Stelmatopoda** *mit wenigen Ausnahmen* (*Paludicella* Gervais, *Victorella* Kent, *Hislopia* H. S. Carter) das Meer, **die Lophopoda** dagegen das Süßwasser.

Als festsitzende Tiere verkitten und verankern die Bryozoa ihre Kolonien am Substrat und im überwiegenden Maße werden harte Unterlagen bevorzugt. In diesem Zusammenhang ist Hauptverbreitungsgebiet das Schelfmeer, und zwar mit felsigem oder steinigem Untergrund oder mit einem verfestigten Gemisch von gröberem Sand, Gerölle, Konchilien-Schalen. Feiner Sand und Schlamm ist von Moostieren wenig besiedelt. Besitzt jedoch eine solche Fazies eine reiche Vegetation von Zostera, Posidonia und gewissen Braun- und Grün-Algen, dann finden Bryozoen als Epöken reichlich Möglichkeit für die Ansiedlung.

Von Interesse ist, daß *gewisse Bryozoen-Formen* bestimmte Substrate zur Ansiedlung bevorzugen. Die Auswahl besorgen ihre Larven und dieses ihr so bekundete Wahlvermögen ist immerhin ein lehrreicher Beleg für die Funktions-Tüchtigkeit des birnförmigen Tast-Organs für thigmotaktische Reize.

Im Schelf-Gebiete sind es die vielen Lebensgemeinschaften (Biozönosen) von festsitzenden und freizügigen Lebens-Formen, in welchen Bryozoen fast nie fehlen. Im Schutze des Algenbewuchses gedeihen sie besonders gut. Mitbestimmend bei der Ansiedlung gerade in Biozönosen ist gewiß auch die Abblendung des Lichtes und der Schatten. Nicht selten sind Bryozoen auf Bryozoen Kommensalen. Feiner Sand und Schlamm ermöglicht nur solchen Formen eine Existenz, die, wie *Cellaria* Lamouroux (auch Figur 322), Wurzelfäden zur Verankerung erzeugen.

Die Zahl von Faunenlisten über das Vorkommen von Bryozoen in bestimmten Gebieten ist in der Literatur recht groß. Meist ist diese Arbeitsrichtung schon aus dem Titel der Publikationen zu entnehmen. Wo Veranlagung und Neigung für solche faunistische Studien vorliegen, liefert das Fischen im Seichtwasser mit der Fischharpune oder mit der Steinzange oder mit einem Kratznetz — alle 3 dieser Geräte sind an entsprechend langen Stangen befestigt — und in tieferem und tiefem Wasser mit verschieden geformten Schleppnetzen oft so reiche Ausbeuten, daß der Naturforscher ihrer Verarbeitung ratlos gegenübersteht.

Die Süßwasser-Bryozoen bewohnen vorwiegend die Ufer-Zonen fließender und stehender Gewässer. Sie siedeln sich an vorhandenen Unterlagen, wie Holzpfählen, im Wasser liegenden Ästen (*Cristatella* Cuvier), an Wurzeln von Erlen und Weiden (*Fredericella* Gervais, *Paludicella* Gervais), an Brücken- und Wehrmauern, an der Unterseite schwimmender Blätter von Wasserpflanzen, an den Wurzelfäden der Wasserlinse (*Lophopus* Dumortier), an der Unterseite von hohl liegenden Steinen und an den Schalen von Anodonta und Sumpfschnecken an. Auch der Panzer von Sumpfschildkröten kann Bryozoen als Unterlage dienen. Die Kolonien werden unter Umständen fast kindskopfgroß (*Plumatella fungosa* Pallas, *Pectinatella magnifica* Leidy) und können bei klarem Wasser vom Interessenten

als erwünschte Beutestücke unmittelbar erkannt werden. Nur *Fredericella* Gervais geht auch in tiefere Wässer (50 bis 80 Meter) und steckt dann verankert im Schlamm. Bemerkenswert ist die Ansiedlung und das reiche Gedeihen von Süßwasser-Bryozoen in Filter-Anlagen und Wasserleitungs-Röhren von Wasserwerken. Besondere Lebensbedingungen sind hier durch den völligen Ausschluß des Lichtes und des bis 5 Atmosphären betragenden Wasserdruckes gegeben (H. de Vries 1890, A. Kemna 1899, K. Kraepelin 1885, G. C. Whipple 1910, Harmer S. F. 1913).

In dem Standardwerke: Die Biologie der Süßwassertiere von C. Wesenberg-Lund (1939) sind die wertvollen Beobachtungen eines ganzen Forscherlebens niedergelegt und mit feinem Verständnis in einem reizvollen Bilde zur Darstellung gebracht. Dies gilt insbesondere für den Abschnitt »Moostiere« (Seite 369 bis 394), dessen Lektüre wärmstens empfohlen werden muß.

Salzgehalt. — Die Verbreitung von *vielen Gattungen und Arten von Bryozoen* über Ozeane zeigt, daß sie sich den Schwankungen des Salzgehaltes gegenüber als tolerant erweisen und dieses Vermögen kennzeichnet die Tier-Gruppe als euryhalin. In welchem Maße aber das Gedeihen der Bryozoen vom Salzgehalt abhängig ist, lehrt ihr Vorkommen im Atlantischen Ozean und in der mit diesem Meer in Verbindung stehenden Nord- und Ost-See. Während nämlich die Bryozoen-Fauna an der Ostküste Europas mit einigen 60 Arten vertreten ist, bleiben im östlichen Teil der Ostsee nur noch die 2 Vertreter *Victorella pavida* Kent und *Membranipora fossaria* Th. Hincks als letzte Posten übrig. Die Erklärung für diese Verarmung der Bryozoen-Fauna ist in der Abnahme des Gehaltes an Salzen in der Richtung nach Osten zu finden. Während der mittlere Salzgehalt des Oberflächenwassers an der Ostküste Europas 36,5 Promille und entlang der Küste Nordeuropas nur mehr 32 Promille beträgt, sinkt er im Kattegat auf 28 Promille und weiterhin auf 12 bis 8 Promille. Den Bottnischen und Finnischen Meerbusen erfüllt im Inneren schließlich reines Süßwasser (A. Wulff Tabulae biologicae 1927).

Wasser-Temperatur. — Über die Einstellung der Bryozoen gegenüber der Temperatur des Meerwassers liegen keine eigenen Untersuchungen vor. Aber schon die Tatsache, daß sie in Meeren aller Breiten vertreten sind, spricht für ein weitgehendes Anpassungsvermögen an Wärme wie an Kälte. In bezug auf das Ertragen von niederer Temperatur ist nicht allein die Bryozoen-Fauna der arktischen Gebiete aufschlußreich, sondern es sind auch jene Formen, welche Tiefen bis 1000 Meter besiedeln, da dort die Temperaturen nahe dem Nullpunkt gelegen sind. Als Lehrfall seien die Untersuchungen von O. Bidenkap (1900) über die Bryozoen-Fauna von Spitzbergen und König-Karl-Land herangezogen. Der genannte Forscher konnte 122 Bryozoen-Arten nachweisen, und das ist eine stattliche Zahl. Das Überraschende ist dabei, daß aus dieser Liste folgende Arten auch im Mittelmeer leben, nämlich *Bugula avicularia* C. von Linné, *Flustra carbasea* J. Ellis & D. Solander und *Flustra foliacea* C. von Linné, *Membranipora pilosa* C. von Linné, *Membranipora lineata* C. von Linné und *Membranipora flemingi* G. Busk, *Cribrilina punctata* A. H. Hassall und *Crisia eburnea* C. von Linné. Die meisten dieser aufgezählten Formen wurden überdies bis in Tiefen von 200 Metern, ja einzelne noch in 500 Metern gefischt. Bemerkenswert ist ferner, daß dieselben Arten im arktischen Gebiet größer werden, als in Gebieten mittlerer Breite. Das erklärt sich vermutlich damit, daß in der Arktis die jahreszeitlichen Schwankungen der Temperatur in Wegfall kommen und das Wachstum unbehindert fort-

schreitet. Das gleiche gilt für größere Tiefen. Da die Oberflächen-Temperatur dieser genannten Meeresgebiete im Jahresmittel bis 17 bis 21° C beträgt, müssen die vorkommenden Arten als eurytherm bezeichnet werden.

Als stenotherme Warmwasser-Formen erweisen sich unter den Lophopoden: *Pectinatella magnifica* J. Leidy, *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas und wohl auch *Cristatella mucedo* G. Cuvier.

Süßwasser-Bryozoen sind, nach ihrem Vorkommen im Tiefland und in hochgelegenen und kalten Gebirgs-Seen zu schließen, eurytherme Lebens-Formen. Als stenotherm und warmwasserbedürftig gilt *Pectinatella* Leidy. Länger anhaltende Wasser-Temperaturen von unter + 20° C führen zur Verkümmerung ihrer Kolonien. Das Auskeimen der Statoblasten beginnt im mittleren Europa in den Monaten April und Mai bei Temperaturen von 18 bis 20° C. Mit anderen Süßwasser-Tieren teilen *die Lophopoda* die Fähigkeit, das Einfrieren in Eis zu vertragen. Es ist recht überraschend, zu sehen, wenn sich eingefrorene Kolonien nach dem Auftauen alsbald entfalten.

Größenwerte und Wehrhaftigkeit der Bryozoen. — Die Größe der Bryozoen-Kolonien kann für den Sammler und Forscher von Interesse sein. Hier handelt es sich aber um die Frage, welche Rolle die Größe im Leben und im Lebenskampfe dieser Tier-Gruppe spielt.

Der Größenwert des Einzel-Individuums kann als mikroskopisch klein bezeichnet werden und liegt, an der Körperachse gemessen, meist unter 1 Millimeter. Die Größe eines Zoariums hängt ab von der Größe und Form der Zoide, von der Zahl derselben und von der Art ihrer Zusammenordnung. Zur Ermittlung des Volumens haben wir in der Literatur ohne Erfolg nach Angaben von bezüglichen Werten gesucht. Einige Anhaltspunkte für diese Frage sind wohl der Studie von H. Friedl (1924) für die flächenhaft wachsende *Scrupocellaria sanguinea* A. M. Norman zu entnehmen. Für die Frontalfläche eines einzelnen Zoids kommt man auf Grund dieser Angaben auf den Durchschnittswert von 0,23 Quadratmillimeter. Immerhin gewinnt man daraus die Anschauung, daß die Frontalfläche des Einzel-Individuums recht klein ist. Bei der Größe einer Kolonie von 11,385 Quadratmillimeter errechnete H. Friedl 38000 Zoiden. Theoretisch genommen würde die von einer Bryozoen-Kolonie geleistete Arbeit gleich der Summe der Leistungen der in einem Zoarium vereinten Individuen sein, in Wirklichkeit ist aber der Nutzeffekt durch die Zusammenarbeit von soviel Tausend Tentakel-Kronen ein größerer, das heißt es wird auf diese Weise im Milieuwasser zur Gewinnung der Nahrung ein kräftigerer Aspirationsstrom hervorgerufen, als die verhältnismäßige Erfolgsrate des einzelnen Zoids es gewährleistet. Der Vorteil geeinter Arbeit bleibt auch noch dann bestehen, wenn ein Teil der Kolonie durch Altern bereits ausgeschaltet ist.

Über die Größe solcher Bryozoen-Kolonien, die in den Wasserraum hineinwachsen, gibt die Literatur bessere Aufschlüsse. Als Beleg dafür mögen einige Beispiele genannt werden. Aus der altertümlichen Unterordnung *der Cyclostomata* werden die Formen mit nur geringer Verkalkung des Skelettes, wie *Crisia eburnea* C. von Linné, *Crisiella producta* F. A. Smitt *und Crisidia cornuta* C. von Linné, nur 10 bis 15 Millimeter hoch. Die korallenartig verzweigten *Horneridae* J. V. Lamouroux mit einem stark verkalkten Außenskelett erreichen eine Höhe von 30 bis 50 Millimeter. Im ganzen genommen sind also *die Cyclostomata* Vertreter der Bryozoen von geringer Größe.

Unter den Cheilostomata, welche in Form von dichotomisch geteilten Lappen in den Wasserraum wachsen, finden sich schon ansehnlich große Gattungen. Das entspricht auch dem Umstand, daß diese Unterordnung vom Tertiär bis in die Gegenwart ihre Blütezeit erlebt. So wird *Carbasea carbasea* J. Ellis & D. Solander und *Flustra foliacea* C. von Linné 120 bis 180 Millimeter hoch. Strauchförmige, feinästige Cheilostomata, wie *Caberea ellisii* J. Flemming, *Bugula flabellata* J. V. Thomson, werden dagegen nur 20 bis 30 Millimeter groß.

Im Kreise der Unterordnung der Ctenostomata kommen neben sehr kleinen recht große Formen vor, die man zum Teil als Riesen bezeichnen kann. *Farella repens* A. Farre wird nur 0,6 bis 1,8 Millimeter hoch, dagegen *Alcyonidium gelatinosum* C. von Linné bis 10 Zentimeter lang, die hängenden Zweige von *Valkeria uva* J. Fleming erreichen eine

Länge von 5 bis 10 Zentimeter. Eine der größten Bryozoen-Formen überhaupt ist aber *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg mit einer Länge von 50 Zentimeter und darüber.

Im Süßwasser sind die Lebensbedingungen *für die Lophopoda* solche, daß eine kürzere Vegetation als im Meere ein rasches Wachstum der Kolonien begünstigt und notwendig macht. Dabei herrscht beim Wachsen der Kolonie die Tendenz vor, die Beziehungen zum Substrate nicht zu verlieren. Infolgedessen ist die Strauch-Form der Kolonien weniger verbreitet und die flächenhafte Besiedlung der Unterlage die vorherrschende Erscheinung. *Plumatella princeps varietas fungosa* P. S. Pallas und *Pectinatella magnifica* J. Leidy können kindskopfgroße Zoarien bilden und die bandförmig langen und schmalen Kolonien von *Cristatella mucedo* G. Cuvier werden spannenlang.

Bemerkenswert ist, daß die ins Süßwasser eingewanderten *Ctenostomata*, wie *Victorella pavida* S. Kent, *Hislopia lacustris* H. S. Carter *und Paludicella articulata* Chr. G. Ehrenberg durchaus nur geringe Größen aufweisen, ja *Paludicella* macht in ihrer Zartheit den Eindruck einer Kümmer-Form.

Zur Vertiefung der Frage über die Bedeutung der Größe der Bryozoen-Kolonien wären noch Feststellungen dahingehend nötig, die Zusammenhänge der Größe der Tentakel-Krone, der Länge und Zahl der Tentakel und der Größe des Darmes und seiner Differenzierungen zu untersuchen.

Die Größe und die Kleinheit der Kolonie gewähren in gleicher Weise Vorteile. Wie gezeigt wurde, macht eine größere Zahl von Individuen die Arbeit des Herbeistrudelns von Wasser und damit den Nahrungserwerb rationeller. Dabei kann das größere Gefahrenmoment von seiten der Umwelt durch eine größere Fruchtbarkeit in Abhängigkeit von einem regeren Stoffumsatz ausgeglichen werden.

Bryozoen-Formen, die nur kleine Kolonien erzeugen, haben für sich, daß sie im Algenwald und in den Wiesen von Posidonia und Zostera, im zerklüfteten, felsigen Ufergebiete leichter einen geschützten Raum für die Ansiedlung finden und dem bewegten Wasser weniger Oberfläche und Widerstand entgegenstellen. Bei schlauchförmigem Wuchs ist dann entweder das Außenskelett verfestigt oder es ist durch eingeschaltete Gelenke trotzdem geschmeidig gemacht, wie dies in dem Kapitel über Kenozoide (Seite 290) gezeigt wurde.

Bryozoen mit stark verkalktem Panzer bevorzugen Zonen unterhalb des Brandungsgebietes und eine feste Unterlage für die Ansiedlung.

Außer durch die geringe Körpergröße ist die Sicherung der Moostiere durch den Erwerb eines Außenskelettes wesentlich erhöht. Auf diese Weise ist ein Ausgleich gegenüber der Unmöglichkeit der Flucht, die freibewegliche Tiere in so hohem Maße schützt, geschaffen.

Speziell *im Kreise der Cheilostomata* ist sogar eine gewisse Wehrhaftigkeit durch Ausbildung von Abwehr-Individuen zum Schutze der Nähr- und Geschlechts-Individuen erreicht. Gemeint sind die Avikularien und Vibrakularien. Ihrer Leistungsaufgabe nach sind die Avikularien Fallen zu vergleichen, die mit offenstehenden Mandibeln überall dort angebracht sind, wo Störenfriede abzuhalten und unschädlich zu machen sind. G. W. R. Levinsen (1894 Tafel 2 Figur 14 und Tafel 4 Figur 37) hat im Bilde festgehalten und gezeigt, wie winzig kleine Avikularien um ein Vielfaches größere Nematoden fangen können. Gerade diese Würmer finden sich überall im Substrat und haben die Tendenz, sich schlängelnd und bohrend fortzubewegen und in Gruben, Zwischenräume und Löcher einzudringen. Die verschiedene Größe und Gestalt und die verschiedene Verteilung der Avikularien in der Bryozoen-Kolonie läßt auch auf mannigfaltige Aufgaben schließen. Ihre Physiologie ist aber noch wenig erforscht (Figur 324 bis 336).

Gewissermaßen als Schutzzäune wirken ferner die verschieden beschaffenen, kurzen oder langen, einfachen oder geteilten Borsten und Dornen am Rande der Mündung und des Aperturfeldes (Figur 310 bis 315).

Die Ausbildung eines Mündungsdeckels (Operculum) *bei den Cheilostomata* erhöht ganz wesentlich den Schutz der Mündung, die schwache Stelle — das »Lindenblatt« des Rumpfes — und hat vermutlich zum Aufblühen und zur Stärkung der Wehrhaftigkeit dieser Unterordnung beigetragen.

Biozönosen

Daß den Bryozoen in den Tier-Gemeinschaften, in welchen sie gefunden werden, nicht bloß Konkurrenz begegnet, sondern auch Schutz gewährt wird, das zeigt das Bild eines Stückes Bewuchses aus dem Hafen von Triest (Figur 500). Es muß betont werden, daß an dieser Probe nichts hinzugegeben und nichts weggenommen worden ist; sie ist unverändert dem Fanggerät entnommen und von der Künstlerin vollkommen lebenswahr dargestellt worden. Für die vorliegende Frage ist bemerkenswert, daß in

dieser Gemeinschaft sessiler Tiere der Hydroidpolyp *Tubularia* hervorsticht und biologisch die Rolle eines Abwehr- und Schutz-Kommensalen haben mag. Auch ist gerade die Vergesellschaftung von Bryozoen mit Hydroiden keine seltene Erscheinung.



Figur 500. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Biozönose.* Eine Probe von Bewuchs aus dem Hafen von Triest als Beispiel für die Zusammensetzung von Lebens-Gemeinschaften mariner Bryozoa. In der Mitte *Bugula avicularia* C. von Linné, erkennbar an der spiraligen Anordnung der Zweige. Mehr im Hintergrund überragt alle anderen Formen der Hydroidpolyp *Tubularia mesembryanthemum* G. J. Allman. Rechts im Vordergrund die Aktinie *Heliactis bellis* A. Andres. Links im Vorder- und Hintergrund hat sich der Röhrenwurm *Dasychone lucullana* St. delle Chiaje angesiedelt. Links von der Aktinie ist ein sichtbares von mehreren versteckten Exemplaren der Miesmuschel *Mytilus galloprovincialis* J. B. P. de Lamarck zu sehen. Auf dem kleinen Raum hatte sich also eine bunt gemischte Gesellschaft, eingerechnet noch verschiedene nicht dargestellte Formen kleiner Abmessung, zusammengefunden. Natürliche Größe.
(Aus R. Hesse & F. Dofflein, Tierbau und Tierleben, 2. Band)

Die Bryozoen als eine biologische Ganzheit verhalten sich auf dem ihnen in der Tier- und Pflanzen-Welt angewiesenen Platze in keiner Weise aggressiv, sondern durchaus nur defensiv. Werden sie gestört, dann ziehen sie sich hinter den Wall ihres gepanzerten Rumpfes zurück. Herrscht Ruhe, dann wird fleißige Arbeit um den Nahrungserwerb gemacht. Die auf diesem Wege erworbenen Reserven an Baustoffen ermöglichen rasche Aufbauarbeit und die Ausbesserung von Schäden durch Ausnutzung der Fähigkeit der Erzeugung von Knospen. Das ist ein Lebensregime, das sich bewährt hat und das die Lebensgeschichte dieses Tier-Typus aus dunkler Vorzeit bis in die Gegenwart mit Erfolg

geführt hat. Um nochmals auf ihre Größenwerte zurückzukommen — es ist erkenntlich, daß in der Kleinheit ihrer Individuen ihre Stärke liegt.

An der Zusammensetzung von Lebens-Gemeinschaften seßhafter Tiere beteiligen sich also *die Stelmatopoda* in weitem Maße. Insbesondere gilt dies für das Leben im Küstenwasser mit reichem Algenwuchs. Hierher gehören ferner die Lebens-Bezirke der Zostera- und Posidonia-Wiesen, der Austern- und Muschel-Bänke, der Lithothamnien-Gründe. Das bezügliche Tatsachenmaterial ist so groß, daß sich Bücher darüber schreiben ließen. Aber im vorliegenden Falle kommt es mehr darauf an, zu fragen, welche Momente *die Stelmatopoda* zur Anteilnahme an Biozönosen veranlassen. Die Quartiermacher sind ja die Larven, welche, geleitet von ihrer Phototaxis und von dem birnförmigen Tast-Organ, die Örtlichkeit für die Ansiedlung aussuchen. Neben dem Auffinden eines geeigneten Substrates spielt also das Licht eine führende Rolle, als Schattentiere bevorzugen *die Meeres-Bryozoen* eine gewisse Abblendung des Lichtes. Und diese Forderung wird eben gerade durch andere sessile Lebens-Formen erfüllt. Außerdem ist mitbestimmend der Gehalt des Wassers an Nahrung. Wo viele andere Tiere sich angesiedelt haben, ist der Tisch gewiß gut gedeckt. Da *die meisten Bryozoen-Larven* nur eine kurze Schwärmzeit haben, ist damit ihre Bindung an die Örtlichkeit der Elternkolonien mehr oder weniger bedingt und das mag zur Anreicherung *der Stelmatopoda* innerhalb der Biozönosen führen.

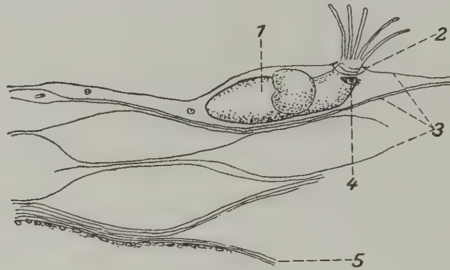
Lebens-Gemeinschaften beruhen auf Gegenseitigkeit der Teilnehmer, und dabei dreht es sich letzten Endes doch immer um das eigene Dasein. Einen scharfen Kampf bedeutet schon die Konkurrenz und Behauptung des Platzes am Substrat gerade *bei den festsitzenden Lebens-Formen.* Diejenigen, die mit großer Individuen-Zahl auf den Plan treten, die schneller wachsen, die über einen robusten Bau oder über Abwehreinrichtungen verfügen, gewinnen leichter die Oberhand über andere. *Die Meeres-Bryozoen* spielen in den von ihnen eingegangenen Biozönosen nicht selten eine aktive Rolle, insbesondere wenn es sich um die Behauptung des Platzes handelt, vielfach stehen sie aber zu anderen Komponenten in einem passiven Verhältnis. Es sind Kalkalgen, Hydroidpolypen, Ascidien, die *Bryozoen-Stöcke* in ihrem Wachstum durch Ansiedlung auf ihnen behindern können. Die Abwehr gegen solche Konkurrenten besteht dann in einem reaktiven Wachstum.

Zu den Lebens-Gemeinschaften von Pflanzen und sessilen Tieren gesellen sich immer auch freizügige Tiere aus der Gruppe der Turbellarien, Nematoden, Nemertinen, Anneliden, Crustaceen, Gastropoden und Echinodermen. Zum Teil verhalten sich Vertreter dieser Gruppen Bryozoen-Kolonien gegenüber indifferent, aber nicht wenigen von ihnen dienen sie als Nahrung. Zu diesen Feinden gehören übrigens auch gewisse Fische, welche den »Bewuchs« ohne spezielle Absicht auf Bryozoen mit ihren meiselförmigen Zähnen abäsen.

Im Hinblick auf die bedeutende geschlechtliche Fruchtbarkeit *der marinen Bryozoen* durch Produktion einer großen Zahl von Larven und weiter im Hinblick auf das energische Wachstum durch die Bildung von Knospen muß das Verlustmoment bei dieser Tier-Gruppe zur Erhaltung des Gleichgewichtes gegenüber anderen Lebens-Formen ein großes sein.

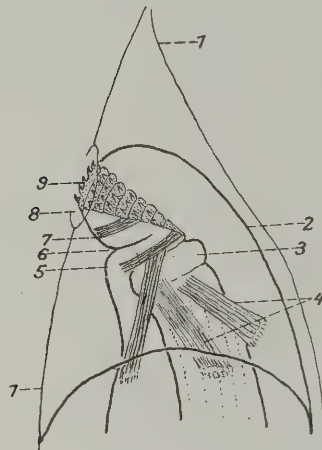
Lebensgemeinschaften festsitzender Tiere sind im Süßwasser weniger ausgebildet und weniger augenfällig als im Meere, da die Zahl solcher Formen eine beschränkte ist. *Zu diesen gehören auch die Lophopoda*, die unter Umständen in

einem Gebiet beherrschend auftreten und bis kindskopfgroße Stöcke erzeugen können. Die mit ihnen in Gesellschaft und Raumgemeinschaft tretenden Tiere sind fast ausschließlich freizügige und kleine Formen, die der Gruppe der Turbellarien, Oligochaeten, Crustaceen angehören. Sie suchen Schutz in den Kolonien der Moostierchen und finden dort auch Nahrung (Diatomeen,

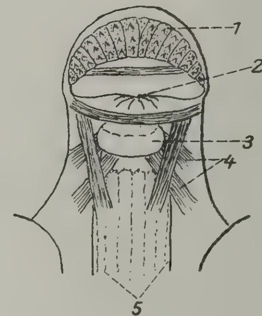


Figur 501.

Figur 501. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Hypophorella expansa* E. Ehlers: *Bryozoen als Kommensalen.* Von den durch die Sekret-Lamellen der Wurm-Röhre gebildeten Kammern kann nur die innerste, jüngste von *Hypophorella* bewohnt werden. (*1*) Darm-Komplex; (*2*) Mündung des Zoids; (*3*) Kammer durch die Sekret-Lamellen der Chaetopterus-Röhre gebildet; (*4*) gezähnte Raspel-Platte zur Herstellung eines Loches in der Sekret-Lamelle; (*5*) äußere Fläche der Wurm-Röhre. Vergrößerung 60-fach. (Nach H. Prouho 1892)



Figur 502.



Figur 503.

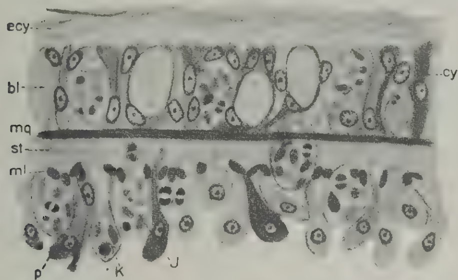
Figur 502. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Hypophorella expansa* E. Ehlers: *Bryozoen als Kommensalen.* Seitenansicht des Zoids im invaginierten Zustande. (*1*) Wohn-Kammer; (*2*) Zoid; (*3*) Diaphragma; (*4*) Parietovaginalmuskeln; (*5*) Unterlippe; (*6*) Mündung; (*7*) Oberlippe; (*8*) Perforation in der Sekret-Lamelle der Wurm-Röhre zum Durchtritt der Tentakel-Krone; (*9*) Raspel-Platte. (Nach H. Prouho 1892)

Figur 503. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Hypophorella expansa* E. Ehlers: *Bryozoen als Kommensalen.* Enface-Ansicht bei invaginiertem Darm-Komplex. (*1*) Raspel-Platte; (*2*) Mündung des Zoids zwischen einer Ober- und Unterlippe; (*3*) Diaphragma; (*4*) Parieto-vaginalmuskeln; (*5*) Tentakel-Scheide. (Nach H. Prouho 1892)

Detritus). In ein feindliches Verhältnis treten Chironomus- und Tanypus-Larven, indem sie die Wohnröhren anbohren. Bemerkenswert ist die Gewöhnung der so empfindsamen Moostiere an Kommensalen. Das läßt sich daran erkennen, daß die *Lophopoda* auf Reize von seiten der auf ihnen herumkriechenden Tiere nicht reagieren. In Raumstreit mit *Lophopoda* können auch *Spongillidae* wachsen.

Unter den Stelmatopoda führt *Hypophorella expansa* E. Ehlers eine ungewöhnliche Lebensweise, indem sich diese Bryozoe als Kommensale in den Röhren gewisser Polychaeten (*Terebella conchylega* P. S. Pallas, *Chaetopterus* G. Cuvier) ansiedelt. Darüber berichten E. Ehlers (1876) und H. Prouho (1892 Seite 594ff.).

Die Besiedlung wird damit eingeleitet, daß sich die Larve an der Innenfläche der Wurm-Röhre festsetzt und verwandelt. Da der Wurm aber fortlaufend Sekret zur Verstärkung seiner Röhre ausscheidet, wird *die junge Bryozoen-Kolonie* ebenfalls von einer Sekretschicht überzogen. Es gilt deshalb dieser Gefahr zu begegnen.



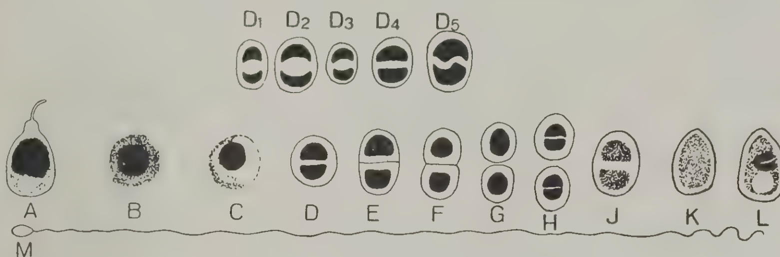
Figur 504. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Parasiten der Bryozoen* Nosema bryozoides A. Korotneff. Querschnitt durch die Leibeswand von *Lophopus* mit sporenerfüllten Spermatogonien zwischen den Zellen des Leibeswand-Epithels und den mesodermalen Schichten (*mq, st, ml, p*). (*J*) Sporonten; (*K*) Sporen. Vergrößerung 1200-fach. (Nach E. Marcus 1934)



Figur 505. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Parasiten der Bryozoen* Nosema bryozoides A. Korotneff. Querschnitt durch den Funiculus (*fun*) mit Spermatogonien, welche Nosema enthalten. (*B*, B_1, *C*) Amöboid-Keime; (*D, E, H*) Schizonten; (*ho*) Hoden; (*m*) Muskel-Zellen; (*st*) Stütz-Membran. Vergrößerung 1200-fach. (Nach E. Marcus 1934)



Figur 506.



Figur 507.

Figur 506. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Parasiten der Bryozoen* Nosema bryozoides A. Korotneff. Spore nach Behandlung mit Essigsäure oder Lugolscher Lösung. Vergrößerung 4000-fach. (Nach E. Marcus 1934)

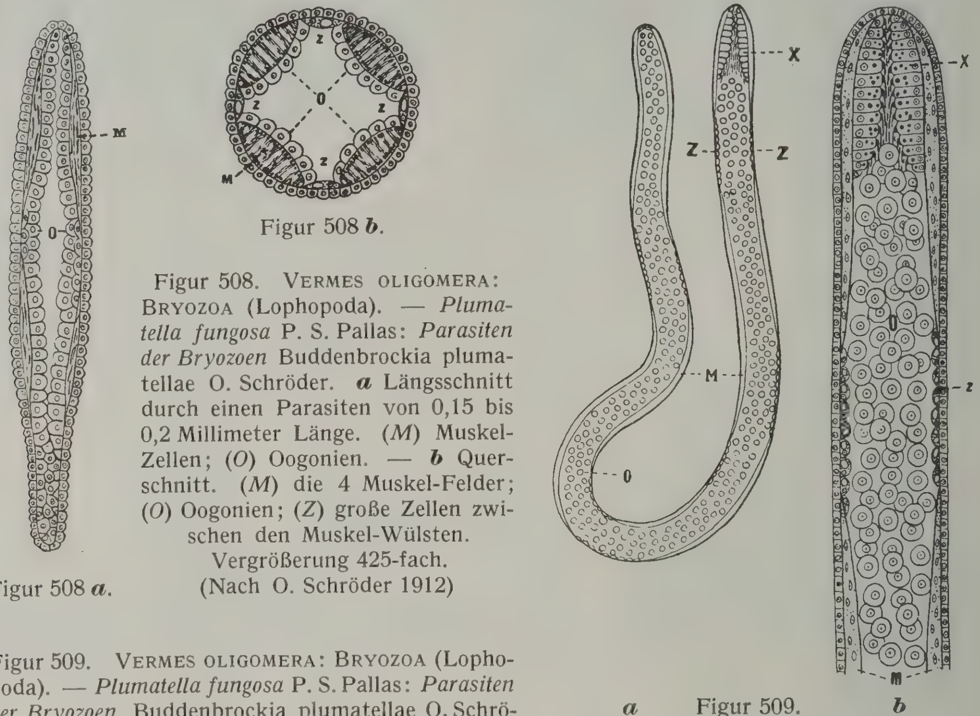
Figur 507. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Parasiten der Bryozoen* Nosema bryozoides A. Korotneff. ***A*** in Auflösung begriffene Spore; ***B***, ***C*** Amöboid-Keime; ***D*** Schizonten; ***E*** bis ***H*** häufigster Teilungs-Typus; ***J*** Chromatin-Auflockerung der Sporonten; ***K***, ***L*** Sporen; ***M*** Spore mit freiem Polfaden. ***A*** bis ***L*** Vergrößerung 1200-fach, ***M*** 200-fach. (Nach E. Marcus 1934)

Als Gegenreaktion hat sich bei der *Hypophorella* an ihrer Duplikatur eine wulstige, mit Hornzähnen besetzte Oberlippe ausgebildet, mit deren Hilfe sie bei der Evagination der Tentakel-Krone in die neugebildete Sekret-Lamelle der Wurmröhre ein kreisrundes Loch herstellt. Durch dieses Loch erfolgt dann die Entfaltung des Tentakel-Apparates in das Lumen der Röhre (Figur 501 bis 503).

Bryozoen als Epoeken. Außer auf festem, totem Untergrund wie Felsen, Steinen, Konchilien-Schalen, Holzstücken setzen sich *die Bryozoen-Larven* vielfach auf Posidonia, Zostera und größeren Algen-Formen, auf dem Geäst von Hydroid- und Bryozoen-Stöcken, sowie auf dem Panzer von Schildkröten und dekapoden Krebsen, auf den Gehäusen von Schnecken und den Schalen von Muscheln fest. In manchen Fällen scheint sogar eine Wahl bestimmter Substrate vorzuliegen. Vom biologischen

Standpunkt betrachtet spielen die Moostiere in solchen Fällen die Rolle von Epoeken. Eine Schädigung des Trägers durch angesiedelte Bryozoen-Kolonien läßt sich durchschnittlich nicht erkennen. F. Imperato (1672) hat, wie Figur 277 zeigt, einen Fall zur Darstellung gebracht, bei welchem der basale Teil eines Posidonia-Stockes von den Krusten von *Calpensia nobilis* Esper wie von einem Futteral umhüllt erscheint. Wie häufig Bryozoen-Arten als Epoeken auftreten, ist in dem Abschnitt »Klassifikation« zu ersehen.

Parasiten der Lophopoda. — Von parasitischen Lebensformen sind *bei Lophopoda* die Mikrosporidie *Nosema bryozoides* A. v. Korotneff in *Lophopus* B. Ch. Dumortier und *Plumatella* J. B. de Lamarck und die Mesozoen-Form *Buddenbrockia plumatellae* O. Schröder in *Plumatella* gefunden worden. *Die Mikrosporidie* wurde in



Figur 508 *a*. Figur 508 *b*.

Figur 508. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella fungosa* P. S. Pallas: *Parasiten der Bryozoen* Buddenbrockia plumatellae O. Schröder. ***a*** Längsschnitt durch einen Parasiten von 0,15 bis 0,2 Millimeter Länge. (*M*) Muskel-Zellen; (*O*) Oogonien. — ***b*** Querschnitt. (*M*) die 4 Muskel-Felder; (*O*) Oogonien; (*Z*) große Zellen zwischen den Muskel-Wülsten. Vergrößerung 425-fach. (Nach O. Schröder 1912)

a Figur 509. *b*

Figur 509. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella fungosa* P. S. Pallas: *Parasiten der Bryozoen* Buddenbrockia plumatellae O. Schröder. ***a*** erwachsener Parasit, 3 Millimeter lang, 0,1 Millimeter dick. — ***b*** Körper-Ende. (*M*) Muskelfeld; (*O*) Oogonien; (*X*) Zylinder-Zellen mit zilienartigen Bildungen; (*Z*) Zellen unbekannter Bedeutung. (Nach O. Schröder 1912)

Zellen aller Gewebe, am meisten in denen des Hodens nachgewiesen. Die 8 bis 10 μ langen und 4 bis 5 μ breiten Sporen sind von ovoider Gestalt. Der eine Pol ist abgerundet, der andere zugespitzt. Im Plasma ist der Kern, ein Polfaden und eine Vakuole nachweisbar. Die Sporen gelangen zum Teil mit den Fäzes nach außen, der Hauptmenge nach aber beim Zerfall von Kolonien. Die Aufnahme erfolgt durch Einstrudelung bei der Nahrungsaufnahme. Die Infektion der Zellen des Bryozoen-Körpers wird durch die Amöboid-Keime besorgt, die sich dann durch Schizogonie intrazellular vermehren. Aus diesen Generationen gehen schließlich wieder Sporen hervor. Eine aus ihrer Hülle freigewordene Spore mit ihrem enorm langen Polfaden sieht geschwänzten Spermien ähnlich. Durch den Befall mit Nosema werden die Gewebe der Bryozoen zur Degeneration gebracht und bei starker Infektion kommt es zum Absterben ganzer Kolonien (Figur 504 bis 507).

Das Vorkommen von *Nosema bryozoides* A. v. Korotneff beobachtete G. J. Allman (1856) in England, A. v. Korotneff (1889) im Gebiet von Moskau, O. Schröder (1912) in Schleswig-Holstein und F. Braem (1911/13) in Turkestan. — *Buddenbrockia plumatellae* O. Schröder hat im erwachsenen Zustand die Gestalt eines *bis 3 Millimeter langen, dünnen und farblosen Würmchens*, das in der Leibeshöhle von *Plumatella* J. B. de Lamarck lebt und sich lebhaft bewegen kann (Figur 508, 509). Weder am lebenden Objekt noch in Querschnittspräparaten läßt sich ein Darm nachweisen. Die

Leibeswand des Parasiten besteht aus einer Epidermis von gleichartigen, kubischen Zellen. Dann folgt eine Schicht von Längsmuskelfasern, die 4 gegen die Leibeshöhle vorspringende Wülste bilden. Den Raum in den 4 Längsfurchen zwischen den Muskelwülsten füllen schmale Streifen von großen Zellen aus. Als 3te innerste Schicht wird die Muskularis von großen Zellen überzogen, die O. Schröder als Geschlechts-Zellen deutet. Schröder beschrieb auch Entwickelungs-Stadien, die Dicyemiden ähneln. B. Ch. Dumortier und P. J. van Beneden (1850) hatten zweifelsohne *Buddenbrockia* bereits beobachtet. F. Braem (1911) fand den gleichen Parasiten in *Plumatella* J. B. de Lamarck, welche aus Turkestan stammte. O. Schröders Material war zum Teil in Schleswig-Holstein, zum anderen Teil im Altrhein von Neuhofen (Rheinpfalz) gesammelt gewesen. Schröder vermutet in *Buddenbrockia* einen *stark zurückgebildeten Nematoden.*

Die Bryozoen zeigen eine weltweite Ausbreitung: *mit den Stelmatopoda* beherrschen sie alle Meere und *mit den Lophopoda* haben sie die Festländer und deren Süßwasser erobert. Verbreitung

Zunächst sollen *die Leistungen der Stelmatopoda* in bezug auf ihren Daseinskampf in der großen Tier- und Pflanzen-Gesellschaft des Meeres einer kurzen Betrachtung unterzogen werden. Der Lebensraum, auf welchen die marinen Bryozoen auf Grund ihres Baues und ihrer Lebensführung eingestellt sind, ist vor allem das Schelfmeer, bis etwa 200 Meter Tiefe. Es ist ein unruhiges Stück Welt, das nicht allein in der langen Geschichte der Kontinente vielen Umstellungen unterworfen war, sondern auch in der Gegenwart seine Bewohner durch klimatische Einflüsse vor einem andauernden, wenn wohl periodenhaft ablaufenden Wandel stellt. Einzelne Formen, die heute in größeren Tiefen leben, sind als Vordringlinge in einen neuen Lebensraum, der sich durch Abgeschiedenheit, Ruhe und Dunkelheit auszeichnet, zu betrachten.

Daß vorwiegend die Küsten-Zonen die Zugstraßen der Ausbreitung der Bryozoen im Meer einst waren und jetzt sind, das wird durch ihre Lebensweise bedingt. Als festsitzende Tiere sind sie im Imago-Zustand ortsgebunden. Sind die örtlichen Lebensbedingungen günstig, dann werden sie durch die rasch wirksame Methode der ungeschlechtlichen Vermehrung mittels Knospen ausgenützt. Das gibt sich durch ein energisches Wachstum der Bryozoen-Stöcke kund. Je größer die Zahl der Zoiden wird, desto reichlicher können Geschlechtsprodukte erzeugt werden, aus denen Larven hervorgehen. Selbige sind zwar selbständige und freizügige Geschöpfe, aber von kurzer Schwärmzeit, fast Eintagsfliegen vergleichbar. *Cyphonautes* bildet bemerkenswerterweise eine Ausnahme durch sein sich auf Monate erstreckendes pelagisches Leben. Infolgedessen ist es *dem Groß der Bryozoen-Larven* nicht möglich, von ihrer Elternheimat weiter abgelegene Gebiete zu erreichen und zu besiedeln. Sie bleiben eigentlich zwangsläufig ortstreu. Immerhin sind sie, wenn auch in kleinen Schritten, imstande, mit Schneckentempo ihre Sippe auf den durch die Küstengestalt vorgezeichneten Linien vorwärts zu bringen. Wenn es auch nur sehr langsam geht, so wird das durch die unendliche Zeit wettgemacht. Deshalb läßt sich verstehen, daß von *einzelnen Stelmatopoden-Gattungen* die Heimat vom Mittelmeer zur Arktis, umgekehrt andere vom Norden nach dem Süden erweitert wurde. Wahrscheinlich haben dabei günstige Umweltsfaktoren helfend mitgewirkt.

An der Ausbreitung *der Stelmatopoda* können in einem gewissen Maße Meeresströmungen insofern mithelfen, als sie Kolonien auf losgerissenen Algen oder auf Treibstücken (Hölzern) auch auf größere Entfernungen verschleppen. Weniger ist dabei gedacht an das Vertragen entlang der Küste, denn hier entfalten die Bryozoen

ausreichend wirksame Methoden für ihre Erhaltung, sondern an das Übersetzen von Meerengen und Straßen und an das Vordringen in Ozeane. Hierfür ist ein gutes Lehrbeispiel die Bryozoen-Fauna auf den im Sargassomeer treibenden Algenzweigen. Für Kolonien auf Treibstücken ist immerhin die Möglichkeit denkbar, daß sie auch während einer langen Reise Voraussetzungen für eine erfolgreiche Erfüllung ihres Lebenszyklus finden. Für Ernährung und Atmung ist unter diesen Verhältnissen gesorgt, so daß Wachstum und geschlechtlicher Fortpflanzung keine Schranken gesetzt sind. Am Ende einer solchen Fahrt kommt es nur auf den Glücksfall an, daß die Kolonie an einem Ort gelandet wird, dessen Lebensbedingungen tragbar sind. Auf Grund der Erfahrung über die meerweite Verteilung von *Gattungen und Arten der Stelmatopoda* läßt sich annehmen, daß der Modus der Ausbreitung durch passive Verschleppung aber nicht sehr wirksam ist. Sonst müßte eine viel weitergehende Mischung der Gattungen und Arten eingetreten sein.

Von den Faktoren, welche *bei Ausbreitung der Stelmatopoden* für den Erfolg oder Mißerfolg mitbestimmend sind, stehen wohl an erster Stelle der Salzgehalt und die Temperatur. Die Meerestiere haben in gewissen Grenzen die Fähigkeit, sich der wechselnden Dichte des Meerwassers anzupassen, soweit es auf die osmotischen Vorgänge ankommt, aber dabei ist noch eine andere wichtige Funktion betroffen, nämlich der Gas-Austausch bei der Atmung. Mit sinkendem Salzgehalt wird diese erschwert und ein Ausgleich kann nur durch eine Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche erreicht werden. In welchem Maße *die Stelmatopoda* von der Temperatur direkt oder indirekt abhängig sind, zeigt das Zurückgehen *der Bryozoen-Fauna* während der Wintermonate selbst im warmen Mittelmeer.

In früheren Erd-Perioden dürften die Voraussetzungen für die Ausbreitung der Bryozoen nicht allein infolge anderer klimatischer Verhältnisse gegenüber dem Heute verschieden gewesen sein, sondern auch deshalb, weil man annehmen kann, daß nicht reduzierte und langlebige Larven einmal Allgemeingut *der Stelmatopoda* waren.

Eingangs wurde erwähnt, daß *einzelne Stelmatopoden-Formen* selbst in tiefes Wasser von über 1000 Meter gewandert sind. Das sind aber keine zahlreichen Fälle, die ein Abgleiten von der vorgezeigten Straße entlang der kontinentalen Küsten darstellen. Die Schlickgründe der Tiefsee bieten Bryozoen nur selten Festpunkte zur Ansiedlung und nur solche Gruppen, wie *die Cyclostomata*, können sich mit Hilfe ihrer Rhizoide im Schlamm verankern. Für ein erfolgreiches Durchwandern der Meerestiefen von einem Kontinent zum anderen ist bisher kein Beispiel bekannt geworden. Immerhin sind 2 Feststellungen in bezug auf *Tiefenbewohner unter den Stelmatopoda bemerkenswert.* Die eine betrifft Arten, welche auch im Küstenwasser häufige Erscheinungen sind und bis in Tiefen bis 1000 Meter vorzudringen vermochten. Als Beispiel sei aus der Liste der Bryozoen Spitzbergens (O. Bidenkap 1900, Seite 539) *Membranipora spitzbergensis* Bidenkap, *Mucronella coccinea* G. Chr. Abildgaard und *Mucronella abyssicola* A. M. Norman und *Hornera lichenoides* Linnaeus angeführt. Eine 2te Gruppe betrifft solche Arten, die durchaus Tiefenbewohnern geworden sind: so *Menipea normani* Nordgaard gefischt in Tiefen von 408—1134 Meter mit Temperaturen von + 1,5° bis zu 1,0° C zwischen Island und Norwegen (O. Nordgaard 1918 Seite 5). Fürst Albert

von Monaco hat bei den Azoren *Fareiminaria alice n. sp.* in Tiefen von 1300 bis 1557 Meter und im Meere bei Neufundland *Lepralia tuberculata n. sp.* und *Lepralia dautzenbergi n. sp.* und *Lepralia botulus n. sp.* erbeutet (J. Richard 1903).

Für die heutige Bryozoen-Fauna lassen sich durch spezifische Gattungen und Arten auf der nördlichen Halbkugel eine arktische, eine boreale, eine subtropische, eine tropische und auf der südlichen Halbkugel identische Gebiete in spiegelbildlicher Anordnung unterscheiden. Die Faunen-Listen erhalten ihre Prägung durch Charakter-Formen, neben diesen führen sie aber auch noch interkontinentale Arten, die in mehreren Gebieten auftreten. Zur Erklärung dieser Erscheinung wurde nachgewiesen, daß einige dieser entweder von Norden nach Süden oder umgekehrt vorgedrungen sind oder daß es sich auch um Relikte in manchen Fällen aus der Tertiärperiode, in anderen aus der Eiszeit handelt.

Zum Schluß dieses Kapitels wäre noch auf eine interessante Erscheinung betreffend *die geographische Verbreitung der Stelmatopoda* hinzuweisen. Sie betrifft eine kleine Gruppe *der Ctenostomata,* die ins Süßwasser eingewandert und trotzdem *vollwertige Stelmatopoda* geblieben sind. Es gehören hierher die Gattungen *Paludicella* Gervais, *Victorella* Kent und *Hislopia* Carter, durchaus Formen, welche auch im Brackwasser leben und denen offenbar Flüsse als Einfallspforten für das Vordringen ins Festland dienten. Über ihr Vorkommen besteht eine reiche Literatur. Es sind etwa 20 Arten beschrieben worden. Das Bemerkenswerteste ist, daß speziell *Paludicella* Gervais in Europa, Asien, Afrika und Nordamerika nachgewiesen wurde. Vermutlich ist diese weite Verbreitung so zu erklären, daß die Einwanderung ins Süßwasser in einer früheren Erd-Periode erfolgte, in welcher interkontinentale Verbindungen die selbständige Ausbreitung unterstützt hat. Aber auffallend bleibt dabei, daß es *nur wenigen Gattungen* gelang, im Süßwasser eine neue Heimat zu finden, daß diese wenigen Formen im Meere keine Art Vertreter aufweisen und daß sie eine weltweite Ausbreitung auf den Kontinenten gefunden haben.

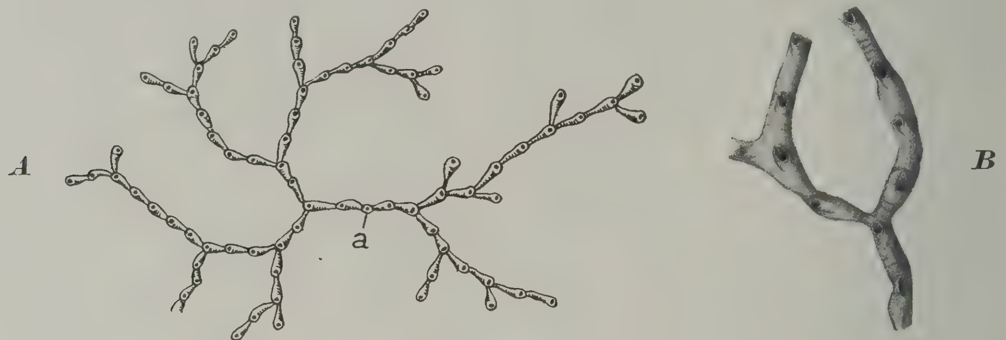
Die Lophopoden, die zweifelsohne in Verwandtschaft zu den Stelmatopoda stehen und nach allgemeiner Anschauung aus ihnen hervorgegangen sind, bewohnen durchaus das Süßwasser. Aus diesem Wandel sind aber *nur wenige,* ja *verschwindend wenige Gattungen und Arten,* etwa 50, im Vergleich zur Vielgestaltigkeit der marinen Bryozoen hervorgegangen. Als besondere Anpassungserscheinungen an die begrenzte Vegetationszeit am Festland ist die Erzeugung der Statoblasten zu betrachten. Ihre weite Ausbreitung über alle Festländer haben die *Lophopoda* in erster Linie diesen Dauerknospen zu verdanken. Ähnlich wie *ihre Verwandten im Meere,* neigen auch *die Arten der Süßwasser-Bryozoen* zu Abänderungen. Diese Erscheinung wird vermutlich bei letzteren durch die geringe Konstanz und den Wechsel der äußeren Lebensbedingungen auf den Kontinenten hervorgerufen.

Ein Vergleich des Baues *der Stelmatopoda* und *der Lophopoda* zeigt, daß diese in mancher Beziehung ursprünglichere Eigenschaften bewahrt haben. Das spricht dafür, daß die Abzweigung *der Phylactolaemata* vom *Urstamm der Bryozoen* und die Ansiedlung im Süßwasser weit zurückliegen und vor langem im Werdegang der Erdgeschichte erfolgt sein muß. Diese Annahme macht auch die überraschend weite Ausbreitung auf den Kontinenten verständlich, denn *die Lophopoda sind Kosmopoliten geworden.* Von Lophopoda sind leider bisher

keine sichergestellten Fossilien gefunden worden, auf Grund deren Zeitbestimmungen in ihrer Stammesgeschichte möglich wären.

Paläontologie

Paläontologie der Bryozoa. — Das Bild der Verbreitung der Bryozoa bedarf auch noch einer Ergänzung durch Tatsachen, welche die Paläontologie aufdeckte. Ohne auf Einzelheiten eingehen zu können, sollen nur einige auf das Thema bezügliche Feststellungen über das Auftreten und das Vorkommen der Moostiere in der Geschichte der Erde herausgegriffen werden. Es soll damit vor allem das hohe Alter dieser Tier-Gruppe und die lange Zeit, welche zu ihrer Entwickelung und Ausbreitung zur Verfügung stand, belegt werden. Selbstverständlich sind Kenntnisse über die Verteilung der Bryozoa in der Gegenwart leichter zu erwerben, als dies auf Grund der paläontologischen Forschungsmethoden möglich ist.



Figur 510. Vermes oligomera: Bryozoa (Cyclostomata). — *Paläontologie der Bryozoa*: ***A*** *Corynotrypa delicatula* James. Eine einfach gebaute, primitive Bryozoen-Art aus dem Cenoman, die große Ähnlichkeit ihres Verzweigungsmodus und im Habitus mit *Clonograptus* und *Goniograptus* erkennen läßt. Vergrößerung 7-fach. (Nach E. O. Ulrich & R. Ruedemann 1931). — ***B*** *Stomatopora granulata* Milne-Edwards zeigt die gleiche kettenförmige Anordnung der Zoide und die dichotomische Verzweigung wie *Corynotrypa*. Fossil und rezent. (Nach Th. Hincks 1880.) — Die Gattung *Stomatopora* gehört zur kleinen Zahl jener Tier-Formen (»Lebender Fossilien«) mit einer bewundernswerten Lebenskraft, dank der sie den Kampf um ihr Dasein seit dem Altertum der Erdgeschichte (Ordovizium) bis zur Gegenwart siegreich bestanden haben.

Die ersten Belege für das Vorhandensein einer reichen Bryozoen-Fauna liefert das Untersilur. Sie betreffen die Gruppe der Cryptostomata, die insofern noch einfach gebaut waren, als sich ihre Kolonien aus gleichförmig gestalteten Zoiden zusammensetzte. Eine Arbeitsteilung in der Form des Polymorphismus war noch nicht durchgeführt. Jedes Individuum eines Stockes war Nähr- und Geschlechts-Tier gleichzeitig (Figur 510, ***A***, ***B***). Aber die Cryptostomata vertreten wohl sicher nicht die Frühgeschichte des Bryozoen-Stammes.

Die genannte Gruppe überdauerte jedoch nicht das Paläozoikum, denn bereits im Perm verschwindet sie von der Bildfläche. Indessen war aber ein neuer Seitenzweig, nämlich die Cyclostomata, erstanden, der die Linie der Bryozoa bis zur Gegenwart fortführt. Die höchste Entfaltung dieses Zweiges fiel in die Kreide-Periode, von da trat ein starker Rückgang ein.

Zum Glück ist uns wenn auch ein bescheidener Rest dieser interessanten Bryozoen-Organisation erhalten geblieben und ermöglicht einen Einblick in eine fern zurückliegende Phase der Stammesgeschichte der Bryozoa. Der Bau dieser besagten Gruppe ist komplizierter als jener der ausgestorbenen Cryptostomata und Treptostomata. Erstere werden als Ahnen der Cyclostomata, letztere als Vorstufen der Cheilostomata aufgefaßt.

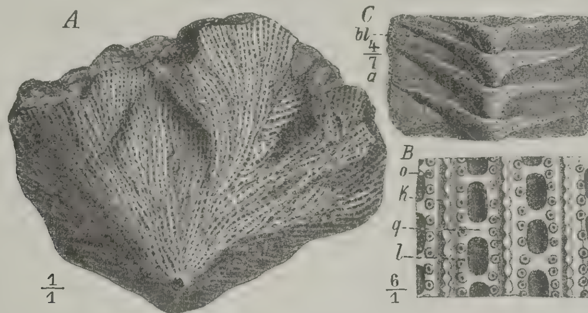
Als Beleg für silurische, also *sehr alte Bryozoen-Formen* möge die in Figur 511 dargestellte *Fenestella retiformis* Schloth dienen. Ihre Kolonien hatten die Form aufrechter, blattförmiger Stöcke, deren fensterartige Durchbrechungen der Zoarienfläche Ähnlichkeit mit den rezenten *Reteporidae* F. Imperato haben. Dieses Beispiel ist deshalb lehrreich, weil es zeigt, wie weit in der Geschichte der Moostiere Differenzierungen im Modus der Verbindung und im Wachstum der Zoiden zurückreichen. Ein weiteres Beispiel für eine komplizierte Wuchs-Form sind die schraubenförmigen Kolonien von *Archimedes wortheni* Hall aus dem Kohlenkalk von Nordamerika.

Eine andere Richtung der Bryozoen-Organisation ist in den Cheilostomata zur Zeit der Kreide erstanden, die im Tertiär und in der Gegenwart die höchste Entwickelung in bezug auf den Bau und auf die Aufspaltung in Gattungen und Arten erreicht haben.

Schließlich sind noch die Ctenostomata zu erwähnen, deren Auftreten zeitlich unsicher bis in Paläozoikum zurückzuverfolgen ist, weil ihre hornigen, nicht verkalkten Wohnröhren für die Fossilerhaltung schlecht geeignet sind.

Von den Lophopoda sind bisher nur wenige und unsichere fossile Reste gefunden worden.

In bezug auf die Ausbreitung und Verteilung der rezenten Bryozoen-Fauna sind Fossilien, die von der Tertiär- über die Eis-Zeit zur Gegenwart führen, deshalb so aufschlußreich, weil sie zeigen, wie das warme Tertiärklima die Entfaltung und



Figur 511. Vermes oligomera: Bryozoa. — *Paläontologie der Bryozoa + Cryptostomata* Vine. ***A***, ***B*** *Fenestella retiformis* Schl. Vergrößerung 1 : 1. Oberes Perm. ***A*** ein trichterförmiger Stock von der Außenseite. ***B*** ein Stück der Innenseite mit den durch eine Körner-Reihe (*k*) geschiedenen Doppelreihen von Aperturen (*o*) auf den Ästen, welch letztere durch kurze, zoidfreie Querbälkchen (*q*) verbunden sind. (*l*) die zwischen den Ästen und Querbalken frei bleibenden Maschen. Vergrößerung 6-fach. ***C*** *Archimedes wortheni* Hall. Subkarbon. Der Stock besteht aus einem Blatte (*bl*), welches spiral um eine aufrechte Achse (*a*) gewunden ist. Vergrößerung 4-fach. (Aus G. Steinmann & L. Döderlein, Paläontologie, 1890)

weite Ausbreitung der Bryozoen begünstigte. Dann kam aber der große Sturz der Temperatur im Glazial, der sich in dem Zurückdrängen einer reichen Fauna aus den polaren Gebieten und in der Vernichtung vieler Formen auswirkte. Aus der Postglazialzeit wurden in Mooren Statoblasten von *Plumatella* J. B. de Lamarck und von *Cristatella* G. Cuvier gefunden. (C. Wesenberg-Lund 1939 Seite 582.)

Für die reiche Entfaltung der Bryozoen-Fauna während früherer Erd-Perioden spricht, daß bis jetzt ungefähr 15000 fossile Arten festgestellt worden sind, denen nur etwa 4000 rezente Spezies gegenüberstehen. Diese Zahlen sprechen eine beredte Sprache.

Zur Stammesgeschichte und Verwandtschaft der Bryozoen. — Die Frage der Fragen ist am Schluß und in Rückschau der Darstellung der Entwickelung, des Baues und der Leistung eines Tier-Typus wohl immer wieder die nach seiner Herkunft, seiner verwandtschaftlichen Beziehung und seiner Stammeszugehörigkeit. Das muß das Schlußwort sein, mit welchem die Forschung die Mühen oft von Generationen um die Beantwortung dieser Frage als einen Niederschlag unserer Kenntnisse rechtfertigt. Stammesgeschichte

Bryozoa. — Diese Hauptfrage auf die Bryozoen gestellt, wurde von den Interessenten um diese Tier-Gruppe frühzeitig zu lösen getrachtet. Sie entbehrt deshalb nicht einer gewissen Pikanterie, weil es fast keinen Tier-Typus im Kreise der wirbellosen Coelomaten gibt, der bei diesem Suchen aus dem Kreise verwandtschaftlicher Beziehungen mit den Moostieren ausgeschlossen gewesen wäre.

Die Angelegenheit der Sippschaft der Moostiere ist eigentlich eingangs schon damit vorweggenommen worden, daß diese als eine der 3 Ordnungen der Tentaculata bezeichnet wurden. Eine solche Einstellung wäre nun zu begründen.

Die Bryozoen sind eine urtümliche Tier-Gruppe. Dafür spricht ihr Nachweis bereits im Untersilur und ihre Organisation. Aber die Entstehung und Ausbildung des Bauplanes der Bryozoen reicht viel weiter zurück und geht zurück auf jene Urzeit der Coelomata, aus welcher keine Fossilien als Zeugen erhalten sind und erhalten sein können. Es war die Epoche, in welcher sozusagen die Ideen für die Herausbildung der Mehrzahl der auf uns überkommenen Evertebraten-Bilateria mögen geboren worden sein.

Die Idee veranschaulicht das Einfache, aus dem als Ergebnis im Sinne progressiven Fortschreitens das heutige Verwickelte der Organisation hervorgegangen ist.

Um in dieser Betrachtung einen Weg zu finden, ist es notwendig, den dem Bau-Typus der Bryozoen unterstellten Grundplan herauszuheben. Der Helferin Phantasie kann dabei nicht ganz entraten werden, wenn es gilt Lücken zu überbrücken; sie darf und soll aber nicht zügellos durchgehen.

Für die Bryozoa dürfte ein kleines, wurmartiges Tier mit einem sackförmigen Körper die Ausgangsform gewesen sein. Das Vorderende war halsartig verschmächtigt und konnte durch Involvieren der Leibeswand eingezogen werden. Dieser Annahme liegt der Gedanke zugrunde, daß speziell eine oligomere Wurm-Form am Anfang der stammesgeschichtlichen Reihe stand. Den Begriff der Vermes oligomera hat Th. Krumbach in diesem Handbuch (Dritter Band Zweite Hälfte Teil 5 Seite 7 bis 70, 1937) in klarster Form herausgestellt. Selbstverständlich hat dieser Unterstamm seine eigene Geschichte und gewiß eine interessante und bedeutungsvolle für die Gestaltungen innerhalb des Kreises der Coelomata.

Das Vermögen, den Vorderkörper einziehen oder, besser gesagt, einrollen zu können, ist an den Besitz eines Hautmuskelschlauches geknüpft. Dieses Prinzip der Protrusion und Retrusion wird in verschiedener Ausprägung und für verschiedene Lebenszwecke betätigt und ist eine bereits im Coelenteraten-Stamm auftretende Mechanik. Sie kann dazu dienen, Nahrung in den Darm zu würgen (Actinien, Anneliden), in anderen Fällen dem Eingraben in den Meeresgrund (gewisse Anneliden, Sipunculiden, gewisse Holothurien) oder das Vorderende (Rotatorien, Bryozoen) zu schützen. Es ist anzunehmen, daß sich das Einziehen des Vorderendes in den aufgezählten und anderen Fällen unabhängig voneinander und je nach der Aufgabe in einer besonderen Richtung ausgebildet hat.

Bei den Bryozoen dient das Vorderende als ein Strudel-Organ dem Erwerb der Nahrung und dem Austausch der Atemgase, außerdem bietet es die Fläche für die Perzeption der Reize der Umwelt. Von dem Ahnen der Moostiere konnte, da er als eine kleine Lebensform angenommen wird, nur Mikronahrung gesammelt werden und dies mit Hilfe der Bewimperung des Vorderendes. Also im aktiven Zustande war bei den Urbryozoen das Vorderende ausgestreckt und im gereizten, passiven in das Körper-Innere eingezogen.

Dazu kommt noch ein anderes von Bedeutung. Es wurde angenommen, daß die Urform der Bryozoen ein kleines Tier war. Infolge ihres geringen Gewichtes konnte sie auf dem Substrat liegen bleiben, ohne einzusinken. Die mechanische Reizung, der sie hier ausgesetzt war, beantwortete das Epithel des Hinterleibes mit der Ausscheidung einer stärkeren Kutikula, die in der Progression zu einer starren Chitinhülle wurde. Bei der Sekretion ist das Chitin kleberig, erstarrt aber alsbald und bewirkt dann eine Verkittung des Körpers mit der Unterlage. Damit war der Weg zwangsläufig zur festsitzenden Lebensweise als einer neuen Phase in dem Werdegang des Stammes der Oligomera betreten.

Bei der oligomeren Ausgangsform ist ein gerade gestreckter Darm anzunehmen. Die Eigentümlichkeit, daß bei den Bryozoen der After entsprechend dieser Annahme nicht am Hinterende liegt, sondern in die Nähe des Mundes gerückt ist, hat im Kreise der Bryozoa auch ihre besondere Geschichte. Den Schlüssel zu dieser liefern festsitzende oder in Röhren lebende Tiere verschiedener anderer Tier-Klassen, bei welchen der After gegen die Norm ihrer Organisation ebenfalls nach vorn verlegt ist. Und zwar wurde mit der Ausbildung einer Wohnröhre oder einer Schutzhülle die Verlagerung des Afters zum Zwecke unbehinderter Defäkation zur Notwendigkeit. Damit ist aber ein anderer, nicht weniger eingreifender Vorgang verbunden gewesen, nämlich die Krümmung des Darmrohres zu einer Schleife, und zwar nach seiner Dorsalseite. Die Krümmung des Darmes nach der Dorsalseite bringt es vorteilhaft mit sich, daß der Wirkbereich des subterminal gelegenen Mundes bei der Nahrungsaufnahme nicht mit dem After bei der Defäkation in Kollision kommt. Der Vorgang der Überführung des Darmes in das Metasoma-Divertikel bei der Metamorphose der Phoronis veranschaulicht, wie es zum Erwerb einer U-förmigen Darmschleife *bei den Tentaculata* gekommen sein mag. Bemerkenswert ist ferner, daß die Ausbildung dieses Zustandes eine Verkürzung der Länge des Rumpfes zur Folge hat.

Bekanntlich führt die Annahme der festsitzenden Lebensweise zu Abänderungen des ursprünglichen Bauplanes freizügiger Lebensführung. Solche Vorgänge erfüllten sich auch im Werdegang der Bryozoen. Die bezüglichen Erscheinungen sind hier einerseits als Zurückbildungen und anderseits als Umbildungen im Sinne einer Arbeitsteilung aufzufassen.

Zu diesem Erscheinungskomplex gehört, daß der sensorisch tätige Vorderleib (Acron) der oligomeren Ausgangsform als ein Kopf-Abschnitt gut ausgebildet gewesen sein mag. Nach dem Übergang zur festsitzenden Lebensweise und im Zusammenhange mit der Ausbildung einer Tentakel-Krone unterlag er jedoch einer Reduktion unter gleichzeitiger Umformung in eine Mundklappe bei den Lophopoda und der vollständigen Zurückbildung bei den Stelmatopoda. Mit dieser Verkleinerung ging parallel der Schwund der vordersten, 1ten Zölom-Kammer der Urbryozoa, von welcher heute bei den Bryozoen im besten Falle nur Spuren oder Andeutungen übrig geblieben sind. Danach wäre also das Prosoma der Bryozoa als ein rudimentär gewordenes Kopf-Metamer zu bewerten. Infolgedessen bekam der ursprünglich subterminale Mund wieder eine fast terminale Lage.

Der Mittelleib wurde zur Ausbildung der Tentakel-Krone herangezogen und dadurch fiel ihm die Aufgabe des Nahrungserwerbes und eines adaptiven Atmungs-Organes zu. Zu dieser Aufgabe war er prädestiniert, weil der Vorderrand des Prosomas eine Unterlippe des Mundes darstellt und daher zu diesem gegebene Beziehungen hat. Im Hinblick auf den Besitz einer Zölom-Kammer ist dieser Körperteil zwar als ein Metamer, aber, da keine Gonaden gebildet werden, als ein steriles anzusehen.

Der sackförmige Hinterleib (Metasoma) hat als 3ter Körper-Abschnitt deswegen die größte Ausdehnung, weil er in seiner Zölom-Kammer den raumbeanspruchenden Organkomplex der Coelomaten beherrscht. Er hat aus diesem Grund die Eigenschaften eines kompletten und zugleich fertilen Metamers.

Wenn E. Marcus (1934) die Phoronidea und Bryozoa als unsegmentische Tier-Formen bezeichnet und in der Gliederung ihres Körpers nur eine Vorstufe der Metamerie betrachtet, wäre der Ausdruck okkulte Metamerie zutreffender. Damit würde dem Rechnung getragen werden, daß äußerlich Segmentgrenzen nicht sichtbar sind, daß aber durch die Anlage von Zölom-Kammern tatsächlich die wesentliche Grundlage für eine echte Segmentierung gegeben ist.

Die verschiedene Form, die verschiedene organische Ausgestaltung und die verschiedenen Leistungsaufgaben der 3 Körper-Abschnitte (Metameren) führte im Sinne der Arbeitsteilung dazu, daß das Acron (die Grundlage für den Kopf in der Phylogenie der polymeren Coelomaten) zu der kleinen Mundklappe (Epistom) umgestaltet worden ist, daß der Mittelleib eine Tentakel-Krone ausbildet, die der Reizaufnahme, dem Nahrungserwerb und der Atmung dient. Dieser Körperteil wird mit Rücksicht auf seine lebenswichtigen Aufgaben, auf Reize hin zum Schutz in das Zölom des Metasoma eingezogen. Durch das Einziehen und Ausstrecken des Darm-Komplexes erweist sich das Mesosoma als sehr aktiv. Der Hinterleib als Träger der Organe und Zufluchtstätte der Tentakel-Krone erscheint äußerlich als passiv.

Im Bereiche des Metasomas hat sich das Prinzip der Arbeitsteilung noch weiter in dem Sinne ausgewirkt, daß der vordere einstülpbare Teil des Hinterleibes die verschmächtigte Form eines Halses mit einer sehr dünnen und geschmeidigen Leibeswand angenommen hat, während der übrige Abschnitt des Metasomas mit den vegetativen Organen zum voluminösen Rumpf wurde, dessen mehrschichtige Körperwand eine schützende Chitinhülle, ein Außenskelett, erhalten hat.

Die Annahme der festsitzenden Lebensweise hatte bei den Bryozoen auch den Verlust eines bei der Ahnen-Form vermutlich bestandenen Blutgefäß-Systems, von Nieren-Organen und Gonodukten zur Folge. Diese Organe gehören zur typischen Ausstattung der Coelomaten-Organisation. Es kann daher angenommen werden, daß die oligomeren, zölomatischen Ausgangs-Formen diese Organe einst besessen hatten. Ihr Schwund ist für die Bryozoen im Zusammenhang mit ihren geringen Abmessungen und dem einfachen Schichtenbau ihres Körpers tragbar geworden. Der Ausfall der Leistungen dieser Organe wurde auf andere Weise ersetzt.

Im Vergleich zu der sonstigen einfachen und wohl vereinfachten Organisation der Bryozoen ist ihr zentralisiertes Nerven-System verhältnismäßig hoch ausgebildet. Das gilt vor allem für das Zerebralganglion. Letzteres entsteht als eine Invagination des ektodermalen Körper-Epithels, welche sich vom Mutterboden abschnürt und zu einem Bläschen schließt. Dadurch kommt es in die Leibeshöhle zu liegen. Auch das System der peripheren Nerven ist reich entwickelt. Dieser relativ hohe Stand des Nerven-Systems ist zunächst auffallend im Vergleich zu dem primitiven, noch epithelial gelegenen Nerven-System bei den nächsten Verwandten, den Phoronidea und Brachiopoda. Aus dieser Sachlage kann aber auch auf eine ehemalige reichere Gesamtorganisation der freilebenden Ahnen-Form und auf kompliziertere Leistungsaufgaben der Muskulatur der rezenten Bryozoa geschlossen werden.

In die geschlechtliche Fortpflanzung der Urbryozoa war eine freischwimmende Larve von *Trochophora-Bau* eingeschaltet gewesen, die für die Ausbreitung des Typus sorgte. Die Trochophora-Larve ist als ein Erbstück aus einer älteren Zeit zu betrachten.

Bisher bewegte sich der Gedankengang in der Annahme, daß die Urbryozoen zunächst solitäre Tier-Formen waren. Nun ist gerade das festsitzende Tier stärker der Einwirkung mechanischer Kräfte der Außenwelt unterworfen, als ein freizügiges. Bei den Bryozoen ist besonders das Gebiet der Leibeswand des Rumpfes Fährnissen und Verletzungen ausgesetzt. Aus der Tendenz zu Proliferationen der Körperwand an Läsionsstellen hat sich die Fähigkeit der Bildung von Knospen herausgebildet. Da die aus den Knospen hervorgehenden Individuen mit dem Muttertier im Verbande blieben, ist mit diesem Vorgang eine neue Etappe eingeleitet worden, nämlich die der Stockbildung. Damit war in der Grundlage der Bau-Typus der Bryozoa geschaffen gewesen.

Sehr lehrreich für die behandelten Erwägungen ist die von A. Remane (1906, 1938) entdeckte solitäre Bryozoen-Form *Monobryozoon ambulans.* Wenn auch in diesem Falle die Bildung von Kolonien unter dem Einfluß des Milieus im Sande des Küstenwassers unterdrückt sein mag, so unterstützt diese Gattung und Art doch unsere Vorstellung von dem Habitus der hypothetisch angenommenen Ahnen-Form der Bryozoen (Figur 421).

Aus der obigen Betrachtung ergeben sich folgende leitende Gedanken für die stammesgeschichtliche Stellung der rezenten Bryozoa. Sie mögen aus kleinen, freibeweglichen, oligomeren, zölomatischen Formen hervorgegangen sein, deren Körper in 3 Abschnitte gegliedert war. Jeder dieser Abschnitte war als Metamer zu bewerten. Diese oligomere Ausgangsform wurde zwangsläufig festsitzend durch Verkittung ihres Hinterleibes mittels Chitin an der Unterlage. Damit war als 2ter Abschnitt in der Geschichte dieser Tiere die festsitzende Lebensweise eingeleitet. Im Zusammenhang mit dieser steht die Ausbildung der auf Arbeitsteilung beruhenden Heteronomie der wenigen Körpersegmente und besonders auch die Ausbildung eines Tentakel-Apparates sowie die Umformung des vorderen invaginierbaren Abschnittes des Metasomas zum Hals und des restlichen größeren zum Rumpf, der ein kutikulares Außenskelett ausscheidet. Der Verlust des Blutgefäß-Systems und der Nieren-Organe ist auf die Tendenz der festsitzenden Lebensweise, Vereinfachungen des Baues eintreten zu lassen, auf die Entbehrlichkeit und Ersetzbarkeit dieser Organe zurückzuführen. Als 3ter Abschnitt der Lebensgeschichte ist die Fähigkeit der Knospenbildung, die auf dem Regenerationsvermögen nach Verletzungen beruht, zu betrachten. Alle die Abänderungen bei den heutigen Bryozoen haben sie besonders nach ihrer äußeren Erscheinung zu einer ungemein formenreichen Tier-Gruppe gemacht, aber dieser Vielgestaltigkeit liegt immer der gleiche einfache Bauplan zugrunde.

Phoronidea. — Als Stammverwandte der Bryozoa gelten die Phoronidea. Wenn man diese Gruppe in der gleichen Absicht prüft, um ihren elementaren Bauplan herauszuschälen, dann ergibt sich das Überraschende, daß ihr Bau dem Bryozoon in vieler Beziehung nahe kommt. Immerhin ergibt sich zunächst der eine Unterschied, der uns nicht bedeutungslos erscheint, es steht in der Phoronis sozusagen ein Riese den zwerghaft kleinen Bryozoen-Zoiden gegenüber.

Die Phoronis hat einen ausgesprochen wurmförmigen Körper. Dabei lebt sie ins Substrat versenkt. Ihr Körper setzt sich ebenfalls nur aus 3 Abschnitten zusammen. Jeder dieser Abschnitte kann als ein Metamer, wenn auch in verschieden starker und scharfer Ausprägung aufgefaßt werden.

Die Körper-Abschnitte: der Vorderkörper (Prosoma), der Mittelleib (Mesosoma) und der Hinterleib (Metasoma) lassen weitgehende Übereinstimmungen mit den 3 Körper-Regionen der Bryozoa erkennen. Die Körperformung der Phoronis stimmt ferner mit der der Bryozoa darin überein, daß auch bei jener das Metasoma in einen dünnen Hals- und einen dicken Rumpf-Abschnitt differenziert ist. Ja *bei Phoronis ovalis* Str. Wright ist der Halsteil sogar invaginierbar.

Wie die Bryozoa sind auch die Phoronidea festsitzende Tiere und dadurch zu solchen geworden, daß sie eine Chitinröhre ausscheiden, die sich mit Bestandteilen des Substrates verkittet. Aber es besteht der ausschlaggebende Unterschied, daß ihr Hinterleib nicht in eine starre Chitinhülle eingeschachtelt erscheint, wie bei jenen, sondern daß das Tier in seiner Chitinröhre freibeweglich ist, und daß es diese sogar verlassen und eine neue bilden kann. Es ist anzunehmen, daß sich die Unverbundenheit mit der Wohnröhre und die freie Beweglichkeit in derselben nach verschiedenen Richtungen ausgewirkt hat. Vor allem dürfte die gute Ausbildung und die Erhaltung eines Haut-

muskelschlauches diesem Umstande zuzuschreiben sein. Überraschend ist dabei, daß das bißchen Bewegungsmöglichkeit im eigenen engen Haus das Zustandekommen von weitgehenden Vereinfachungen der Organisation verhindert hat.

Bei den 3 Körper-Abschnitten der Phoronidea läßt sich ebenfalls eine gestaltliche Heteronomie auf der Grundlage der Arbeitsteilung feststellen, die parallel zu jener bei den Bryozoen läuft.

Das Prosoma hat auch hier die Gestalt und Leistung einer wohlentwickelten Mundklappe (Epistom). Die Muskulatur derselben kann als Rest einer einst bestandenen Zölothelauskleidung der Epistomhöhle betrachtet werden. Eine solche besteht tatsächlich, wenn auch nur als Spalträume zwischen den Muskelzügen. Im Grunde genommen dürfte man hier eigentlich nur von einem Schizozöl sprechen. Eine solche Auffassung, dem Prosoma eine einst bestandene Zölom-Kammer zuzubilligen, gewinnt dadurch an Bedeutung, weil sich dadurch klarere Beziehungen zu den Sagittoidea und Branchiotrema ergeben würden, nach dem doch deren vorderstes Körpersegment eine zölomatische Leibeshöhle aufweist. Auf diesem Wege würde also eine Einheitlichkeit durch das ganze Subphylum der Vermes oligomera hergestellt sein.

Das Mesosoma hat übereinstimmend mit den Bryozoa um den Mund einen Strudelungs-Apparat in Form einer Tentakel-Krone gebildet. Entsprechend der größeren Zahl von Tentakeln sind sie hier aus raumökonomischen Gründen wie bei den Lophopoda in der Form eines Hufeisens angeordnet. Die Länge und Zahl der Tentakel steht in Korrelation zur Größe der jeweiligen Phoronis-Art. Das Zölom des Mesosomas ist bei den Phoronidea geräumiger und gegen das Mesosoma durch ein komplettes Diaphragma abgegrenzt. Im Hinblick auf diesen Bau wäre der Mittelleib auch hier als ein Metamer, aber als ein steriles zu betrachten.

Noch ein Wort zur Frage, ob die U-Schleife des Darmes der Phoronidea mit der der Bryozoa in bezug auf die Rücken- und Bauch-Seite übereinstimmt. Bei *Phoronis* zeigt die Entwickelungsgeschichte einwandfrei, daß die Krümmung des Darmrohres nach der Dorsalseite erfolgt. Für die Bryozoa läßt sich dies leider nicht auf demselben Wege prüfen. Wenn aber das Zerebralganglion als Peilpunkt für dorsal und ventral herangezogen wird, ist aus den Vorgängen bei der Knospung, die als eine abgekürzte Embryonalentwickelung aufgefaßt wird, festzustellen, daß auch der Darm der Bryozoa nach der Dorsalseite zu einer Schleife gebogen ist. Als ein weiteres Kriterium kommt noch die übereinstimmende Topographie des Nephridiums *der Lophopoda* mit dem der Phoronidea hinzu.

Das Metasoma beherrscht den eigentlichen, ausgesprochen wurmförmigen Abschnitt des Phoronis-Körpers. Es hat eine geräumige, mit Zölothel ausgekleidete Leibeshöhle und beherbergt in dieser den ebenfalls schleifenförmigen Darm, dessen After wie bei den Moostieren an der vorderen Grenze des Metasomas gelegen ist, und die Geschlechts-Organe. Als ein Plus gegenüber der Organisation der Bryozoa ist hier zu verzeichnen, daß das Zölom durch ein Myxonephridium mit der Außenwelt verbunden ist und daß die Phoroniden auch ein wohlausgebildetes und geschlossenes Blutgefäß-System besitzen. In der Organisation des Metasomas sind also bei den Phoronidea nicht jene Zurückbildungen eingetreten, wie sie für die Bryozoa charakteristisch sind.

Noch in einer anderen Hinsicht zeigen die Phoronidea einen ursprünglicheren Zustand als die Moostiere, indem ihr zentrales Nerven-System epithelial gelegen ist, während es sich bei der anderen Gruppe vom Körper-Epithel als Mutterboden ganz emanzipiert hat und als ein selbständig gewordenes Organ in die Leibeshöhle gerückt ist. Auch seine Bildungsweise als ein sich abschnürendes Epithelsäckchen deutet auf einen höherstehenden Zustand.

Schließlich sei noch der Mechanismus zur Invagination und Evagination der Tentakel-Krone in den beiden Vergleichsfällen gegenübergestellt. Wenn die Phoronis ihren Tentakel-Apparat zur Entfaltung bringen soll, muß sich das ganze Tier — falls es sich in den hinteren Teil der Wohnröhre zurückgezogen hatte — gegen die Röhrenmündung bewegen und dann durch Kontraktion der Ringmuskulatur das Vorderende entsprechend verlängern, um aus der Röhre hervorzutreten. Dieser Vorgang stellt keine andere Bewegungs-Form dar, als wenn ein völlig freibewegliches Tier (Polychaet) im Substrat kriecht. Bei den Bryozoen dagegen geschieht die Bewegung der Tentakel-Krone und des Darmes durch Involvieren und Revolvieren der Leibeswand des vorderen halsartigen Teiles des Metasomas. Bedingt ist dieser viel komplizierte Mechanismus durch die feste Verbindung des Außenskelettes mit der Epidermis der Leibeswand. Nun hat S. F. Harmer (1917 Quarterly Journal of Microscopical

Science Volume 62) die sehr bemerkenswerte Feststellung gemacht, daß *bei der Phoronis ovalis* Str. Wright das Ausstrecken und Einziehen ähnlich wie bei den Bryozoen durch Ein- und Ausrollen der Leibeswand erfolgt. Dieser Mechanismus wäre allerdings noch des Genaueren zu untersuchen. Auf jeden Fall wäre es von großem Interesse, daß bereits im Kreise der Phoronidea das bezügliche Prinzip der Moostiere versucht erscheint. *Die Phoronis ovalis* Str. Wright zeigt auch dadurch Anklänge oder eine gewisse Annäherung an die Bryozoa, daß es bei ihr infolge regelmäßig betätigter Querteilung mit nachfolgender Regeneration zur Bildung von einer Art von Kolonie kommt. Es bleiben wohl nur die Röhren der einzelnen Tiere miteinander im Zusammenhang, welche aber durch Scheidewände getrennt sind. Da außerdem diese Art durch Minieren Gänge in Mollusken-Schalen erzeugt, haben die einzelnen Individuen wenig Raum zur Bewegung und zum Einziehen und Vorstrecken der Tentakel-Krone. So scheint sich aus Raummangel der beschriebene Bryozoen-Modus herausgebildet zu haben.

Die Embryonalentwickelung führt auch bei den Phoronidea zu einer Larve mit dem Bauplan der Trochophora.

Als Ergebnis des Vergleiches der Bryozoen mit Phoronis ist die Feststellung einer weitgehenden Übereinstimmung des Grundplanes der Organisation in beiden Fällen von großer Bedeutung. Diese Übereinstimmungen sind als Homologien zu betrachten und dadurch wird die Stammesverwandtschaft beider Tier-Gruppen begründet. Die Phoronidea erweisen sich als der ursprünglichere Typus, die Bryozoa sind dagegen als der abgeleitete, in mancher Beziehung modifiziertere und organisch höherstehende aufzufassen.

Brachiopoda. — Ein Vergleich der Bryozoa mit den Brachiopoda, der 3ten Unterordnung der Tentaculata, hört sich bei Betrachtung des Habitusbildes fast wie ein Jux an. Denn nach dem Habitus zu schließen, aber auch in bezug auf das Größenverhältnis, scheinen sehr augenfällige Unterschiede zu bestehen. Bei Ausschaltung solcher Äußerlichkeiten läßt sich jedoch der Brachiopoden-Körper unschwer auf den Typus des Baues der Vermes oligomera zurückführen. Ja, die Brachiopoda weisen Eigenschaften auf, welche sogar sehr urtümlich sind und ihnen eine Vorrangstellung gegenüber den Bryozoa geben.

Ein besonderes Aussehen erhalten die Brachiopoden dadurch, daß ihre Dorsal- und Ventralseite des Körpers durch je 1 Schutzschild, auch Schalenklappe genannt, gedeckt und geschützt wird. Eine weitere ihnen zukommende Eigentümlichkeit ist eine schlauchförmige Ausstülpung der Leibeswand am Hinterende des Körpers, Stiel genannt, die zur Verankerung am Substrat dient. Mit Ausnahme weniger Gattungen sind also die Armfüßer ebenfalls festsitzende Tiere. Jene im Substrat eingegraben und frei lebenden haben ihre stammesangeborene Sessilität aufgegeben.

Am Körper der Brachiopoda lassen sich wie bei den Phoronidea und Bryozoa ein Vorderleib (Prosoma), ein Mittelleib (Mesosoma) und ein Hinterleib (Metasoma) unterscheiden und jeder dieser Abschnitte ist als ein Metamer aufzufassen.

Das Prosoma ist auch in diesem Falle sehr klein und hat die funktionelle Bedeutung einer Mundklappe (Epistom) übernommen. Das zugehörige unpaarige Zölom hat eine geringe Entwickelung und ist in manchen Fällen mit mesodermalem Zellmaterial ausgefüllt. Daraus ergibt sich, daß der Vorderkörper infolge seiner geringen Ausdehnung und seiner Beschaffenheit als ein reduziertes Metamer zu nehmen ist.

Das Mesosoma wird durch die Leibeswand um den Mund und durch die mit Tentakeln besetzten Arme (Lophophor-Arme) vertreten. Sein Zölom ist paarig und umgibt den Ösophagus als Lophophor-Kanal und Ausläufer erstrecken sich in die Arme hinein. Auf Grund des Besitzes der paarigen Zölom-Kammern hat der Mittelleib somit die Eigenschaft eines Metamers, aber eines sterilen.

Das Metasoma funktioniert auch bei den Brachiopoda als Eingeweidesack und enthält daher außer dem Darm und Blutgefäß-System noch Exkretions-Organe (Myxonephridien) und Gonaden. Das Metamer des Metasomas ist daher als ein komplettes und fertiles zu bewerten.

Unter den Tentaculata besitzen die Brachiopoda allein ein geradegestrecktes Darmrohr, dessen After am Hinterende des Körpers gelegen ist. Das ist eine sehr bemerkenswerte Eigenschaft, weil sie einen urtümlichen Zustand darstellt, wie er für die oligomere Ausgangsform der Phoronidea und Bryozoa anzunehmen wäre.

Eine andere, nur den Brachiopoden zukommende Eigentümlichkeit ist der Besitz eines Stieles zur Verankerung am Substrat. Seinem Wesen nach ist er eine Ausstülpung der Körperwand des Rumpfendes.

Die beiden Schutzschilde können zusammen als eine beiderseitig geschlitzte Wohnröhre aufgefaßt werden. Besondere Muskel-Gruppen besorgen das Öffnen und Schließen. Im geöffneten Zustande tritt durch Aspiration, hervorgerufen durch die Strudelung des Tentakel-Apparates, ein Wasserstrom in den Raum zwischen den beiden Mantellappen und umspült die Arme.

Aus den Eiern gehen Larven hervor mit den Baueigenschaften des Typus der Trochophora. Nach einer Schwärmzeit setzen sie sich an der Unterlage zur Verwandlung fest. Eine andere Art der Fortpflanzung als die geschlechtliche gibt es bei den Brachiopoda nicht.

Wenn bei den Bryozoen die Tendenz nach geringen Abmessungen des Körpervolumens vorherrscht, so zeigen die Brachiopoda das Gegenteil. Denn in ihrer Blüte-Periode wiesen Vertreter *von ihnen* zum Teil eine ansehnliche Größe auf. Auch unter den rezenten Formen messen *bei einigen* die Schalenklappen in der Längsrichtung bis 80 Millimeter.

In der obigen Darstellung wurde versucht, bei jeder der 3 Unterordnungen der Tentaculata den Grundtypus ihres Baues und gemeinsamer Eigenschaften mit dem Ziele herauszustellen, um die Stammes-Zusammengehörigkeit der Phoronidea, Brachiopoda und Bryozoa aufzuzeigen. Das Bemerkenswerte ist dabei, daß jede der 3 Gruppen für sich eine besondere Entwickelungsidee vertritt. Als gemeinsame und verbindende Eigenschaften lassen sich folgende anführen.

Die Eier keiner der beiden Gruppen lassen eine besondere Differenzierung des Bildungsplasmas im Sinne einer Determiniertheit erkennen und auch ihre Furchung gehört nicht dem Schema der Spiralfurchung an. Damit steht auch in Verbindung die Art der Mesodermbildung bei den Phoronidea und Bryozoa durch das Prinzip der Auswanderung oder Ausdrängung und der Enterozölbildung bei den Brachiopoda. Dabei wird der Standpunkt vertreten, daß sich diese beiden zunächst als verschieden erscheinenden Modi der Mesodermentstehung aufeinander beziehen lassen. Diese Momente zusammengenommen sprechen für einfache Verhältnisse in der Konstitution der Eier und deuten darauf hin, daß die Entstehung der Tentaculata in eine frühere Zeit als die jener Coelomata mit determiniert gebauten Eiern fällt, wie zum Beispiel die der Annelides und Mollusca.

Ein verbindendes Moment von Bedeutung ist ferner, daß die aus der geschlechtlichen Fortpflanzung hervorgehenden Larven der Tentaculata auf den Bauplan der Trochophora-Larve zurückgeführt werden können. Die Verschiedenheit des Habitus dieser Larven spricht nicht gegen die Beziehungen zueinander, sondern bezeugt nur, daß jede der Unterordnung eine Entwickelungslinie für sich darstellt. Als ein gemeinsames Merkmal wäre auch noch zu verzeichnen, daß die ventrale Region der Hyposphäre bei den Larven der Tentaculata die aktive in bezug auf besondere Bildungserscheinungen ist. Dies gilt für den Stiel bei der Brachiopoden-Larve, für das Metasomdivertikel bei der Actinotrocha und für den Saugnapf der Bryozoen-Larven.

Nach der Festsetzung verwandeln sich die Larven zu zölomatischen, oligomeren und festsitzenden Tieren, deren Körper aus 3 nach verschiedenen Leistungsaufgaben organisierten Metameren besteht. Als ein weiteres verbindendes Moment kann schließlich noch angeführt werden, daß sich **die 3 Vertreter der Tentaculata** als Protostomier erweisen.

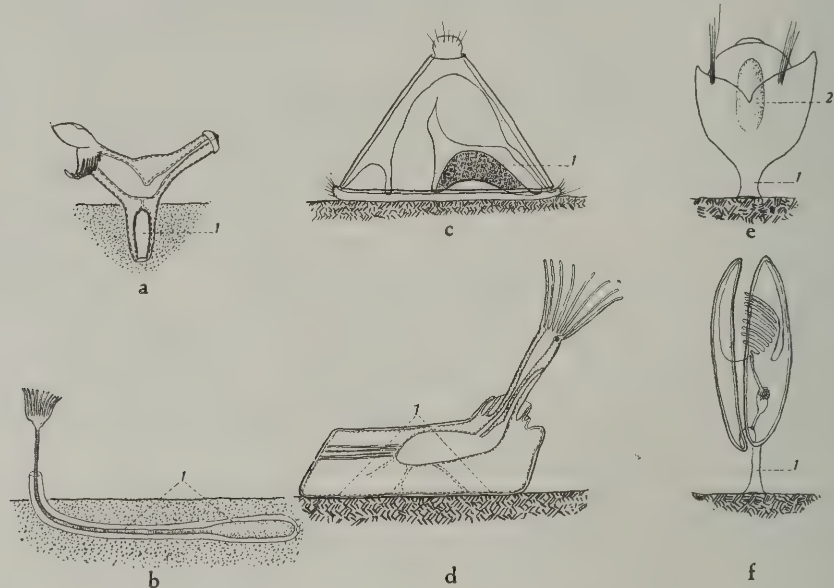
Zum Vergleich der 3 Unterordnungen der Tentaculata wurden diese in den vorhergehenden Ausführungen vom Standpunkt der Entwickelungsgeschichte und des Baues betrachtet. Die auf diesem Wege gewonnenen Befunde erhalten aber erst ihren tieferen Sinn, wenn auch das Leistungsprinzip im Verhältnis zur Umwelt und im vorliegenden Falle zum Substrat berücksichtigt wird, da es sich um Lebens-Formen mit festsitzender Lebensweise handelt.

Um diesen Ideengang verständlicher zu machen, sei zunächst die Wirkweise eines Saugnapfes in Erinnerung gebracht, da auf dieses Prinzip die Einrichtungen zur Festsetzung zurückzuführen sind. Die Tätigkeit eines Saugnapfes zerfällt in 2 Phasen. In der einen wird dieser durch Muskeln der Unterlage angedrückt und in der anschließenden 2ten die zentrale Partie durch Muskel-Aktion vom Substrat wieder abgezogen. Auf dem so erzeugten negativen Druck beruht die Haftwirkung. Die Voraussetzung für den Erfolg ist eine feste Unterlage.

Tritt aber eine saugnapfartige Bildung, wie sie durch das Metasoma-Divertikel der Phoronis dargestellt wird, mit plastischem Substrat, wie Sand- oder Schlamm-Grund in Berührung, dann kann eine Verankerung in der geschilderten Weise überhaupt

nicht erfolgen. Es ereignet sich vielmehr ganz etwas anderes. In der 1ten Phase der Saugnapf-Tätigkeit muß es im weichen Grunde zu einer Über- oder Ausstülpung (Evagination) des Divertikels mit dem Erfolg kommen, daß diese Bildung in weichen Grund eindringt. Somit könnte das Metasoma-Divertikel als ein zu einem Bohr-Apparat umgebildeter Saugnapf angesehen werden. Wirksam wird nun das Prinzip der Reibung.

Bei den Bryozoen-Larven liegt ein richtiger Saugnapf vor, für dessen erfolgreiche Leistung aber ein fester Grund Voraussetzung ist. *Die Larve der Brachiopoden* verankert sich auch nur auf festem Substrat mit ihrem Hinterende durch Drüsen-Sekrete. Vermutlich handelt es sich hier um einen reduzierten Saugnapf. Welcher Region der Hyposphäre der Anheftungspol angehört, läßt sich deshalb nicht bestimmen, weil der Darm *der Brachiopoden-Larven* eines Afters entbehrt. *Bei der Imago* liegt er ventral vom Stiel, der aus dem Hinterende *der Larve* hervorgeht. Es ist aber nicht ohne Folgen, daß



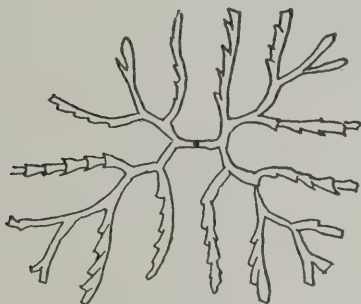
Figur 512. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA. — *Schema zur Darstellung der Beziehung der Larven der Tentaculata zum Substrat und zur festsitzenden Lebensweise der Imago.* ***a*** Actinotrocha, die Phoronis-Larve; (*1*) das saugnapfartige Divertikel der Oralseite der Hyposphäre ermöglicht das Einbohren in weichen Grund. ***b*** Die Imago, Phoronis, lebt ins Substrat eingesenkt, (*1*) Metasoma. ***c*** Cyphonautes-Larve, ihr Saugnapf ist nur auf festem Substrat wirksam, (*1*) Saugnapf. ***d*** Imago, das Bryozoon verkittet seine anale Körperseite mit dem Substrat, (*1*) Metasoma. ***e*** Brachipoden-Larve, sie verankert sich auf hartem Grunde mit einer saugnapfartigen Bildung des Stieles, (*1*) Stiel; (*2*) Darm. ***f*** Die Imago des Brachiopodes wird infolgedessen durch einen flexiblen Stiel in den Wasserraum gehoben, (*1*) Stiel. (Original)

das Metasoma-Divertikel der Phoronidea und auch der Saugnapf der Bryozoa in der oralen Partie der Hyposphäre und in relativer Nähe zum Munde gelegen ist, während die Befestigungsstelle bei den Brachiopoden dem hinteren Pol des Larven-Körpers zukommt. Die Region, wo die Haft-Organe bei den einzelnen Vertretern der Tentaculata zur Ausbildung gelangen, ist nämlich insofern von Bedeutung, als dadurch die Lage des Körpers der Imago zum Substrat bestimmt wird. Auf diesem Wege wird es verständlich, daß die Phoronis und das Bryozoon die orale Hyposphärenseite parallel zur Substratfläche einstellen muß und dadurch bodengebunden werden. Der Brachiopod dagegen erscheint durch den Stiel in den Wasserraum hineingehoben. Wie also angedeutet wurde, hat die zum Substrat eingenommene Körperlage in den 3 in Rede stehenden Tier-Typen deren Organisation zweifelsohne beeinflußt. Die Auffassung des Metasoma-Schlauches der Phoronidea als eine Einrichtung zum Eingraben in weichen Meeresgrund scheint vielleicht geeignet zu sein, die rätselhaften Vorgänge der Verwandlung der Phoronis-Larve und die zwangsweise Bildung einer Darmschleife verständlich zu machen. In Figur 512 ist versucht worden, die eben gegebene Analyse zu veranschaulichen.

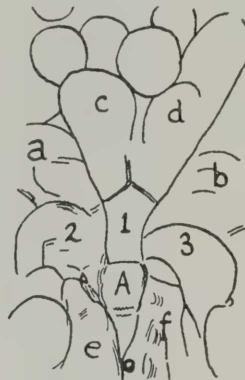
Ohne daß bisher besonders darauf hingewiesen worden ist, ergibt sich aus der Verschiedenheit der Organisation und der Leistungen der 3 Typen der Tentaculata,

daß der Grad ihrer anatomischen Beziehungen untereinander ein verschiedener ist. Die ursprünglichsten Verhältnisse sind wohl bei den Phoronidea erhalten. Als die am meisten abgeänderte Gruppe erscheinen die Bryozoa. Die Brachiopoda, die neben urtümlichen Merkmalen die höchste Stufe im Bau aufweisen, lassen deutliche Beziehungen zu den Phoronidea erkennen. Die Bryozoa haben dagegen mit den Brachiopoda nur den Grundbauplan gemeinsam. Der Vergleich wird in diesem Falle dadurch erschwert, daß ein höherdifferenzierter Tentaculat einer vereinfachten Organisation gegenübersteht.

Bryozoa und Graptolithidae. Über die Stammeszugehörigkeit von Fossilien aus dem Oberkambrium bis Gotlandium (Obersilur), die als Graptolithen beschrieben wurden, sind die Meinungen geteilt. Nach der einen Auffassung wären es Tiere gewesen, die mit den Cnidariern verwandtschaftliche Beziehungen gehabt hätten. In anderer Anschauung sollen diese Formen dem Stamm der Bryozoa nahe



Figur 513.



Figur 514.

Figur 513. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA. — *Bryozoa und die Graptolithes. Goniograptus thureaui* McCoy, eine Graptolithen-Form, die nach ihrem Habitus an primitive Cyclostomata — siehe Figur 511 — erinnert. Vergrößerung $2^1/_3$-fach. (Nach E. O. Ulrich & R. Ruedemann 1931)

Figur 514. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (+ Treptostomata Ulrich). — *Bryozoa und die Graptolithes* + *Prasopora conoidea* R. Ruedemann. Der Ausschnitt aus dem ältesten Teil einer Kolonie läßt aus der Ancestrula die Knospen-Folge erkennen, die bei den Graptolithen in übereinstimmender Weise vor sich geht. (*A*) Ancestrula; (*2, 1, 3*) die 1te und (*a, c, d, b, e, f*) die 2te Knospen-Generation. Vergrößerung 43-fach. (Nach E. O. Ulrich & R. Ruedemann)

gestanden sein. In diesem Sinne ist eine Diskussion dieses Themas von E. O. Ulrich & R. Ruedemann (*1931, Bulletin of the Geological Society of America, Volume 42, Seite 589 bis 604*) vorgenommen worden.

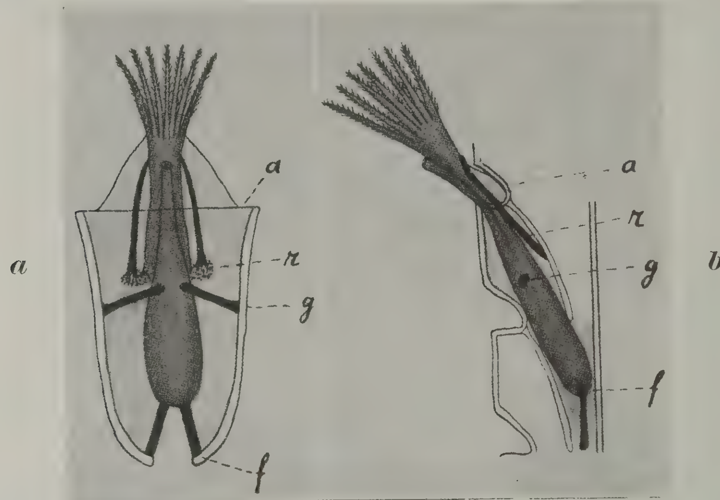
Bei den Graptolithen waren die Einzel-Individuen von einer chitinigen Wohnkammer geschützt gewesen. Der Habitus gewisser Graptolithen war sehr ähnlich mit dem primitiver silurischer Cyclostomata (Figur 513). Als ein besonders beachtenswertes Moment heben die beiden Forscher hervor, daß die Graptolithen-Kolonie so wie ein Bryozoen-Kormus ihren Ursprung aus einem Primär-Individuum, aus einer Ancestrula, nahmen, aus welcher durch Knospung Tochtertiere und weiterhin ein Stock entstand (Figur 514). Die Schale wäre symmetrisch gebaut und nicht radiär wie bei den Cnidariern. Deshalb mußte auch der Körperbau der Graptolithen ein symmetrischer gewesen sein. Aus Muskel-Eindrücken an den Gehäusen rekonstruierten die genannten Forscher die Muskulatur und verglichen sie mit dem Muskel-System der Bryozoa. Blasenartige Bildungen der Theka werden als Ooecien gedeutet.

Nach der Rekonstruktion zu schließen (Figur 515), wäre am Körper der Graptolithen so wie bei den Bryozoa eine Tentakel-Krone, ferner ein einziehbarer Hals und ein von einem Chitin-Panzer geschützter Rumpf zu unterscheiden gewesen. Das wäre in der Tat eine weitgehende Übereinstimmung im Körperbau der beiden Tier-Gruppen. Auf Grund dieser Einstellung bewerten die beiden Verfasser die Graptolithen als einen primitiveren und nach dem geologischen Auftreten als einen älteren Zweig des Stammes der Bryozoa, der sich früh losgelöst und selbständig weiterentwickelt hätte. Da diese Tiere im Gotlandium (Obersilur) bereits wieder ver-

schwanden, war ihre Lebenslinie nur kurz bemessen. Noch eines wäre hervorzuheben, daß man es zweifelsohne mit einer oligomeren Organisation zu tun hat.

In einer kürzlich erschienenen eingehenden Darstellung der Graptolithina lehnt aber O. M. B. Bulman (1938) die Bryozoen-Natur der Graptolithen ab und vertritt die Meinung, daß sie als eine eigene Klasse der Coelenterata aufzufassen wären.

Bryozoa und die Pogonophora. K. E. Johansson untersuchte neuerdings (*Zoologischer Anzeiger 1937*) die von P. Uschakow (*Zoologischer Anzeiger, Band 104, 1933*) erstmalig beschriebene Tier-Gattung *Lamellisabella n. g.*, welche sich, wie es sich dabei herausstellte, als ein ganz neuer Tier-Typus, *die Pogonophora*, entpuppte. Nach der Meinung Johanssons könnte diese Form ihren Platz vielleicht neben *den Phoronidea* erhalten und daher *den Tentaculata* angereiht werden. An dieser Stelle müssen wir uns leider nur mit diesem kurzen Hinweis begnügen.



Figur 515. Vermes oligomera: Bryozoa. — *Bryozoa und Graptolithes.* Rekonstruktion der Organisation der Graptolithes. ***a*** Ansicht von der Analseite. ***b*** Seitenansicht. (*a*) Apertur (*f*) Funiculus; (*g*) Muskel zwischen Magen und der Leibes-Wand; (*r*) Retraktor des Darm-Komplexes. (Nach E. O. Ulrich & R. Ruedemann 1931)

Klassifikation

Aus dem Streben Ordnung zu schaffen, ist das System der Tiere unter Zugrundelegung des phylogenetischen Gedankens erstanden. Im Falle der Tentaculata handelt es sich nun noch um die Frage der Rang-Ordnung. Der Mitbegründer dieser Unterordnung, B. Hatschek (1881, 1888) hat die Reihenfolge: Phoronidea, Bryozoa, Brachiopoda aufgestellt und diese wird in bezüglichen wissenschaftlichen Abhandlungen und Lehrbüchern bisher beibehalten. Es ist deshalb notwendig, eine Aufklärung zu geben, warum in dem vorliegenden Handbuch der Zoologie eine andere Rang-Einteilung erfolgt ist. Es muß bekannt werden, daß hierfür zunächst keine wissenschaftliche Veranlassung vorlag, sondern daß folgende ganz profane Ursache eingriff. Der Bearbeiter der Bryozoa konnte seinen Beitrag nicht rechtzeitig zum Drucke bringen, weil er erst einer anderen schriftstellerischen Verpflichtung nachzukommen hatte. Anderseits sollte der Beitrag Brachiopoda von J. G. Helmcke nicht länger auf seine Drucklegung warten. So gab es keine andere Rettung, als die, daß der Beitrag Bryozoa an 3ter und letzter Stelle im Kreise der Tentaculata erscheinen muß.

Es ist ein verständliches und menschliches Streben, sich von einer Schuld zu entlasten. Das führte zu einer Überprüfung des vorliegenden Falles, ob eigentlich die gebräuchliche Reihenfolge der Gruppen der Tentaculata widerspruchslos

übernommen werden muß, oder ob sie nicht auch anders sein dürfte. Diese Gewissenserforschung hatte folgendes Ergebnis.

Werden die 3 Unterordnungen der Tentaculata vom Standpunkt der Anatomie gereiht, dann müßten als einfachster Organisations-Typus die Bryozoa an 1ter, zum Zeichen der aufsteigenden Linie die Phoronidea an 2ter und die Brachiopoda an 3ter Stelle ihren Platz erhalten. — Bei phylogenetischer Betrachtungsweise wären an die Spitze die Brachiopoda zu stellen, weil sie den oligomeren Bauplan in der ursprünglichen Fassung am besten wiedergeben. Anschließend müßten die Phoronidea folgen und endlich die Bryozoa mit ihrer durch Reduktionen vereinfachten Organisation.

Dem Verständnis werden die Baupläne der 3 Unterordnungen dadurch nähergerückt, wenn auch ihre Lebensweise als formbildender Faktor berücksichtigt wird. Zwar sind alle 3 Ordnungen festsitzende Tiere, aber mit dem Unterschied, daß der Körper der Armfüßer in den Wasserraum selbst gestellt erscheint, die Moostiere, die vermutlich das Leben in ihrer Ahnenreihe am Substrat begonnen haben, sind ihm treu geblieben und die Phoronidea endlich sind im Substrat selbst gesiedelt. In solcher Betrachtungsweise stehen in dieser Gesellschaft die Armfüßer am unmittelbarsten dem Kampfe ums Leben gegenüber. Sie sind deshalb am besten geschützt und ihr Körper hat in der Entwickelungs-Reihe der Tentaculata die größten Abmessungen erreichen können. Die Bryozoen wieder als Bewohner am Meeresgrunde selbst leben in einer Zone, wo das bewegte Wasser die stärkste Reibung mit dem Substrat aufweist. Als ausgleichende Reaktions-Form hat sich die geringe Oberfläche und Dicke ihrer Kolonien ergeben. Die Phoronidea endlich vermochten, indem sie sich in den Meeresboden flüchteten, die urtümliche Wurm-Form zu konservieren.

Es handelt sich also durchaus um Bodentiere, denen jedoch ein verschieden abgestuftes Mikroklima und Milieu verschiedene Noten aufformte. Die Durchführung der Rangordnung hängt also ab von der Betrachtungsweise, kann aber vom Geschmack und von gefühlsmäßigen Imponderabilien geleitet sein.

Jetzt handelt es sich noch darum, die in diesem Beitrag durch Zufälligkeiten geschaffene Einteilung nicht ganz unberechtigt erscheinen zu lassen. Von diesem Standpunkt aus würden die Phoronidea als **1te Ordnung** im Hinblick auf ihre urtümlichen, oligomeren Wurmeigenschaften zu stehen haben. Die **2te Ordnung** würden die Brachiopoda vertreten, weil sie neben urtümlichen Eigenschaften höhere Differenzierungen, was die Leibeshöhle, die Muskulatur, das zentralisierte Nerven-System betrifft, zeigen, und als **3te Ordnung** wären die Bryozoa als am meisten modifizierte Tentaculata zu nennen.

Nach unserem eigenen Dafürhalten würden wir aber für eine nächste Gelegenheit die Klassifikation: Brachiopoda, Phoronidea, Bryozoa vorschlagen.

Diese Ausführungen sind etwas langatmig ausgefallen. Aber es dürfte sich doch aus ihnen das Tröstliche ergeben, daß die angestiftete Störung herkömmlicher systematischer Rang-Ordnung in diesem Falle nicht zu schwer zu nehmen wäre.

Für die verwandtschaftlichen Beziehungen der Tentaculata zu anderen Tier-Kreisen ist bestimmend, daß sie Protostomier, Oligomera, und zwar Trimera sind. Die Zusammenhänge innerhalb der Vermes oligomera hat Th. Krumbach (1937) in überzeugender Weise begründet und aufgezeigt. Im System nehmen die Tentaculata im Hinblick auf die Art der Mesodermbildung durch Ausdrängung

und Enterozölbildung eine Mittel- und vermittelnde Stellung ein. Das würde durch ihre Einschiebung zwischen die Scoleciden und Anneliden zum Ausdruck kommen. Sie würden sozusagen an der Wegspaltung einen Platz gehabt haben, wobei sich auf dem einen Weg ihr eigenes Schicksal erfüllte, während der andere Weg von den Tier-Kreisen mit dem Besitz von Urmesoderm-Zellen fortgesetzt wurde.

Zum Abschluß zu den Erwägungen betreffend die Entstehungsgeschichte und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Tentaculata möchten wir noch folgendes sagen.

Der Weg, den diese Tier-Gruppe in ihrer Stammesgeschichte zurücklegte, ist ein kurzer, an der Zeit gemessen aber wohl sicher ein sehr langer. Dieser Weg führte aber in eine Sackgasse, die auf ihrer Orientierungstafel die Aufschrift »Bryozoa« tragen könnte. Ausschlaggebend für das Absinken der Entwickelungslinie im Falle der Tentaculata war das Aufgeben der freizügigen Beweglichkeit, und zwar in einer frühen Ära ihrer Geschichte. Damit steht in Korrelation und es tritt als Folgeerscheinung hervor, daß sich der zeitlich vorhergehende bedeutungsvolle Erwerb des Entomesoderms in einer verminderten Ausgestaltung der Organisation auswirkte. Deshalb wird schon in der embryonalen Entstehung an Mesoderm gespart. Den so beschaffenen Zustand könnte man in kurzer Weise damit kennzeichnen, wenn die oligomeren Tentaculata als **Oligomesodermiker** bezeichnet werden würden. Dagegen wären die Articulata und Mollusca, deren Stamm auf eine Höhe und zu bedeutender Leistungsfähigkeit führte, als **Eumesodermiker** jenen gegenüber zu stellen. Eine andere die Lebensarbeit erhöhende und erleichternde Errungenschaft, die in Abhängigkeit von dem Besitz des Entomesoderms steht, war die Ausbildung der Metamerie. Es ergeben sich auch da insofern Zusammenhänge, als die polymeren Tiere **Eumesodermiker** sind.

Für die Entstehung der Oligomerie können 2 Möglichkeiten angenommen werden. Entweder der Zustand der Oligomerie ist ein primärer gewesen, das heißt die Ahnen der Tentaculata besaßen überhaupt nur wenige Metameren, oder er ist ein abgeleiteter und auf Umwegen erreichter, insofern als mit dem Festsitzendwerden eine größere Anzahl von Segmenten auf das mögliche Minimum verringert wurde. Besonders in der Organisation der Bryozoa spricht manches dafür, daß die Oligomerie durch Reduktion im Zusammenhang mit der Aufgabe freier Beweglichkeit entstand.

Dem Kreise der Coelomaten gehören noch einige andere oligomere Tier-Typen, wie die Sagittoidea und die Branchiotrema, an. Der Wunsch und Versuche, diese Formen untereinander in Beziehung zu bringen, ist verständlich. Aber zur Begründung dessen wurden nicht immer sichere Grundlagen herangezogen. Wir haben in unserem Beitrag »Phoronidea« (1937) mehrmals darauf hingewiesen, daß zum Beispiel W. H. Caldwell und A. T. Masterman die Phoronidea und im weiteren Sinn die Tentaculata in verwandtschaftlichen Zusammenhang mit den Enteropneusten stehend dachten. Als verbindend wurde auf die gleiche Art der Enterozölbildung des Mesoderms hingewiesen. Nun liegt aber die Sache so, daß Caldwell diese Entstehungsart in seine Präparate nur hineindeutete, während Mastermans Studienobjekte durch eine unzureichende Konservierung unzuverlässig waren. Die Angaben und Deutungen beider Forscher fanden als Realitäten Aufnahme in die Literatur. Damit sollen jedoch die Beziehungen der Phoronidea und Enteropneusta nicht durchaus geleugnet werden.

Der Zusammenfassung der Tentaculata, Sagittoidea und Branchiotrema zum *Subphylum Vermes oligomera*, die Th. Krumbach so klar und ausführlich herausgearbeitet hat, stimmen wir in dem Sinne bei, daß die verwandtschaftlichen Zusammenhänge in die Wurzeln der Ahnen-Reihen zu verlegen sind. Und das ist gewiß auch der Leitgedanke von Krumbach gewesen, den er durch die Stammtafel Seite 63 in anderer Art zur Darstellung bringen wollte. Das gibt Veranlassung zu dem Hinweis, die herkömmliche Formulierung des Tier-Systems durch vertikale Aneinanderreihung der Tier-Typen aufzugeben und dafür die vertikale mit der horizontalen Gruppierung zu kombinieren.

Das Interesse der Naturforscher schon des 18ten Jahrhunderts wandte sich den Bryozoen zu. Jene Zeit stand unter dem mächtigen Einfluß Carls von Linné. Seinem Beispiel folgend wurden auch die Bryozoen unter Anwendung der binären Nomenklatur »klassifiziert«. Nicht wenige der damals aufgestellten Gattungs- und Art-Namen der Moostiere haben ihre Gültigkeit bis heute behalten, wie dies aus den

den Autornamen in diesem Kapitel beigefügten Jahreszahlen zu ersehen ist. Im folgenden Jahrhundert mehrte sich die Zahl der bekanntgewordenen Gattungen und Arten rapid. Wie groß der Formenreichtum *im Kreise der rezenten Moostiere* ist, geht daraus hervor, daß *gegenwärtig um 4000 Spezies* beschrieben worden sind. Aus dieser Sachlage heraus war eine systematische Einteilung der Bryozoen zur Notwendigkeit geworden.

In richtiger Erkenntnis der anatomischen Verhältnisse hat G. J. ALLMAN (1858, Seite 10) die gesamte Gruppe in die Abteilung der Gymnolaemata und Phylactolaemata geschieden. Die Grundlage dieser Einteilung war der Besitz oder Nichtbesitz eines Epistoms. Als Synonyma zu diesen Bezeichnungen haben allerdings ÄLTERES ANRECHT auf den Gebrauch für Gymnolaemata: Stelmatopoda nach VAN DER HOEVEN (1850) und für Phylactolaemata: Lophopoda nach B. C. DUMORTIER (1835).

Ein Spezialkenner der Bryozoa war in der Mitte des verflossenen Jahrhunderts G. BUSK (1852), welcher die Unterordnungen der Cyclostomata, Cheilostomata und Ctenostomata kreierte, und diese Einteilung hat bis heute ihre Gültigkeit behalten.

Ein für den Bryozoen-Systematiker heute unentbehrliches 2-bändiges Standard-Werk über die Bryozoen-Fauna der Nordsee hat TH. HINCKS (1880) geschaffen.

In der anschließenden Zeit haben sich um die Grundlagen für die Systematik der Bryozoen besonders S. F. HARMER durch seine zahlreichen aufschließenden Publikationen, dann aber auch A. WATERS und G. M. R. LEVINSEN (1902, 1909) verdient gemacht.

In der Gegenwart arbeiten auf diesem Gebiet sehr erfolgreich F. BORG und E. MARCUS. Von F. BORG (1926 Seite 490) wurde eine Umstellung der oben bereits erwähnten Unterordnungen der Bryozoen in folgender Weise vorgenommen:

1. Ordnung: Phylactolaemata;
2. Ordnung: Stenolaemata;
3. Ordnung: Gymnolaemata;
   1. Unterordnung: *Cryptostomata,*
   2. Unterordnung: *Cheilostomata,*
   3. Unterordnung: *Ctenostomata.*

Als Begründung für diese systematische Neueinteilung führt F. BORG an, daß die 4 Gruppen (nach der bisherigen Nomenklatur) der: Cyclostomata, Cheilostomata, Ctenostomata und Phylactolaemata untereinander keine unmittelbaren verwandtschaftlichen Beziehungen erkennen lassen; am ehesten könnte eine solche zwischen den Cyclostomata und Phylactolaemata angenommen werden. Aber alle 4 Unterabteilungen dürften gemeinsame Vorfahren haben. Die Phylactolaemata besäßen in mancher Beziehung ursprüngliche Eigenschaften. Die Stenolaemata Borgs würden den Cyclostomata plus den ausgestorbenen Treptostomata entsprechen.

Mit dieser Neueinteilung hat sich jedoch der ausgezeichnete Bryozoen-Kenner S. F. HARMER (1930 Seite 110) nicht einverstanden erklärt.

Klassifikation der Bryozoa, der 3. Ordnung der Tentaculata

Vorbemerkung. — Die im folgenden gegebene Darstellung der systematischen Gliederung der Bryozoen soll als Schulbeispiel dienen und die Abbildungen mögen wie eine Musterkarte des großen Formenreichtums der Bryozoen betrachtet und studiert werden. Die Figurenerklärungen sind vielfach Ergänzungen des Textes der vorhergehenden Kapitel. Die Autornamen mit den beigefügten Jahreszahlen sind als Belege zur Forschungsgeschichte der Moostiere zu nehmen. Die Angaben über die Farbe, der Größe der Kolonien und der Wassertiefe des Vorkommens sind nicht unwesentlich für das Lebensbild der Moostiere. Für die Klassifikation der Bryozoa werden vorwiegend Merkmale der Außenseite und des Außenskelettes herangezogen. Als Grundlage für die folgende systematische Übersicht diente das Standardwerk von Th. Hincks (1880).

Die Beschreibung der aufgezählten Arten ist durchgängig nach einem feststehenden Schema so durchgeführt, daß zuerst der Habitus, die Größe und Farbe des Zoariums angegeben wird. Dann folgt, wie die Zoiden zusammengefügt und wie sie nach ihrer Frontal- und Basalseite orientiert sind. Ferner wird das Vorkommen von Heterozoiden (Avikularien, Vibrakularien, Gonozoiden) und Kenozoiden (Stolonen, Rhizoide, Basalplatten) berücksichtigt. Zum Schluß kommt die Tiefenverbreitung und die Fundortangabe.

1. Unterordnung: Cyclostomata

Die Form des Körpers ist durchweg auf das Prinzip der Röhre mit einer terminalen Apertur zurückzuführen. Durch Ablagerung von Kalksalzen im Chitinpanzer und in der Leibeswand erhalten die Kolonien der Cyclostomen eine starre Beschaffenheit. Mit dieser Eigentümlichkeit steht ein besonderer, nur dieser Unterordnung zukommender Mechanismus des Verschlusses der Mündung, das besondere Prinzip der Aufhängung der Darmschleife in der Leibeshöhle und die Art und Weise, wie die Evagination der Tentakel-Krone bewirkt wird, in Beziehung. Hierdurch haben die Cyclostomata gegenüber den anderen Unterordnungen der Bryozoen eine sehr scharfe Ausprägung erhalten. Für die Entwickelung der Eier werden mit Ausnahme *der Calyptrostega* fertile Zoide in Gonozoide umgewandelt, die sich durch ihre meist blasenförmige Gestalt auszeichnen und der Kolonie vielfach ein besonderes Aussehen verleihen. Die Form der Brut-Individuen liefert wichtige Anhaltspunkte für die Determination. Die Leistung der geschlechtlichen Fortpflanzung hat *bei einigen Arten* durch den Vorgang der embryonalen Teilung noch eine wesentliche Erhöhung erfahren. Diese besagten Eigentümlichkeiten sind im Abschnitt über den Bau des Bryozoen-Körpers entsprechend eingehend behandelt worden und dort nachzulesen.

Die Cyclostomata sind Meeresbewohner und leben meist in tieferem Wasser. *Crisia eburnea* C. v. Linné ist aber bis ins Brackwasser vorgedrungen.

1. Division: CAMPTOSTEGA. Der Wuchs ist aufrecht, charakteristisch ist das Vorhandensein biegsamer Gelenke und die Bildungen von Rhizoiden zur Befestigung der Kolonie an der Unterlage. Die Aperturen liegen alle frontal.

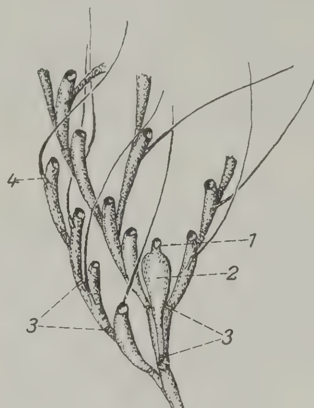
Familie: ***Crisiidae.*** Das Zoarium ist mit einer scheibenförmigen Basalportion an der Unterlage befestigt und das 1te Internodium wird von einem sterilen Individuum gebildet. Die übrigen Internodien bestehen durchaus immer nur aus einem einzigen Zoid. Solche können in Gonozoide umgewandelt, also fertil sein. Die Mündungen sind immer nach einer Seite gerichtet.

Crisidia cornuta C. v. Linné (1758). Die 6 bis 15 Millimeter großen Kolonien sind strauchförmig und ihre zarten Äste verzweigen sich dichotomisch. Die Farbe der Kolonie kann als weißlich bezeichnet werden. — Die Zoide stoßen in einfacher Reihe aneinander und alle kehren die Aperturen nach einer Seite. Unterhalb der Apertur entspringt eine lange, biegsame Borste, die aber den an den Verzweigungsstellen gelegenen Individuen

fehlt, daher auch den Gonozoiden. Die Wand der Röhren erscheint punktiert. Die Ansiedlung erfolgt auf Algen, Felsen und Muschelschalen von der Gezeiten-Zone bis in tieferes Küstenwasser. — Vorkommen: Nordsee, Westküste von Europa, Mittelmeer, Adria. (Figur 516, 517.)

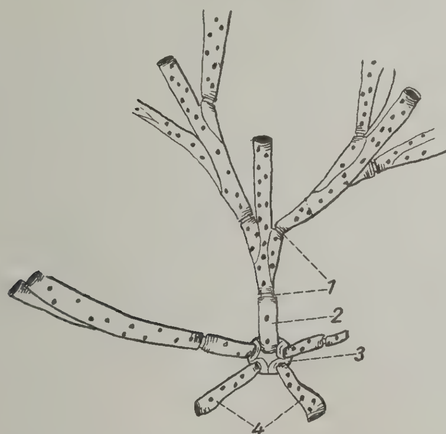


Figur 516. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cyclostomata). — *Crisidia cornuta* C. von Linné: *Habitusbild.* Natürliche Größe. (Nach Th. Hincks 1880)

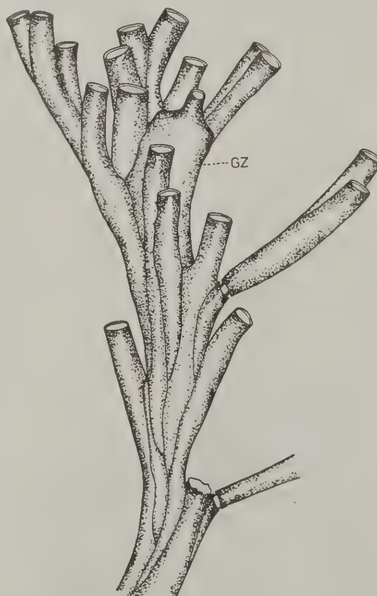


Figur 517. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cyclostomata). — *Crisidia cornuta* C. von Linné: *Zweig.* (*1*) Mündung und Tubulus eines Gonozoiden; (*2*) Gonozoid; (*3*) Internodium; (*4*) gegliederte Borste. (Nach Th. Hincks 1880)

Crisiella producta F. A. Smitt (1865). Die Zoarien haben die Form kleiner, kaum 10 Millimeter großer, dichotomisch verzweigter Sträucher von Elfenbeinfarbe. — Das 1te aus der Basalplatte entspringende und meist auch die 2 oder 3 folgenden Internodien werden nur von einem Zoid gebildet. Die Zahl derselben vermehrt sich in sterilen Internodien in distaler Richtung bis 7. In fertilen Internodien findet sich immer nur ein Gonozoid; es kann das 2te bis 7te sein. Sein Tubulus ist kurz, scharf gekrümmt und besitzt eine querovale Apertur. — Als Unterlage dienen meist Algen, aber auch Hydroiden und Steine. Die Ansiedlung erfolgt in Tiefen von der Gezeiten-Zone bis etwa 80 Meter. — Verbreitung: Nordsee bis Spitzbergen und Nowaja Semlja, weiterhin in Amerika, Labrador, Kalifornien, Küste Englands und Skandinaviens, Bretagne, Belgien, Mittelmeer, Adria, Madeira, Teneriffa, Neuseeland, Fidschi-Inseln. (Figur 518, 519.)

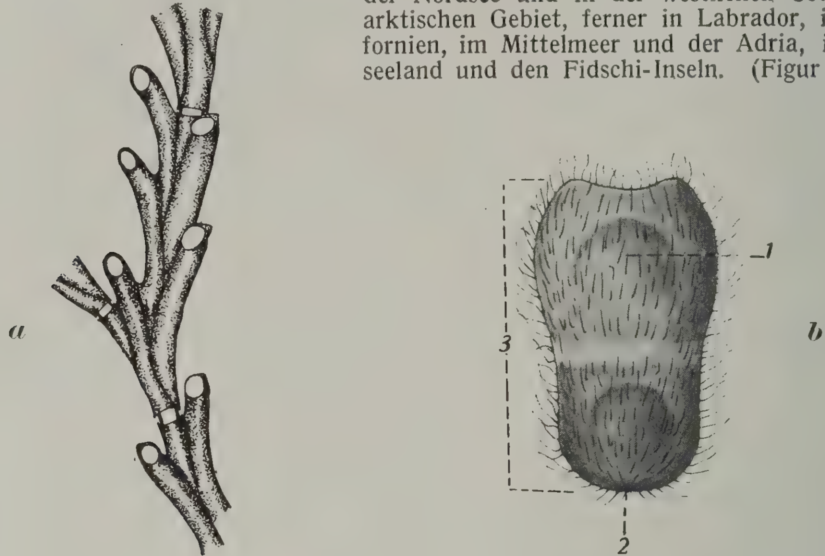


Figur 518. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cyclostomata). — *Crisiella producta* F. A. Smitt: *basaler Abschnitt eines Zoariums.* (*1*) Internodium; (*2*) Stiel aus einem sterilen Zoid; (*3*) Basalplatte; (*4*) Wurzelfäden. (Nach F. Borg 1930)



Figur 519. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cyclostomata). — *Crisiella producta* F. A. Smitt: *Fertiles Internodium.* (*GZ*) Gonozoid. (Nach F. Borg 1930)

Crisia eburnea C. v. Linné (1758). Die strauchförmigen und elfenbeinfarbigen Stöcke werden bis 15 Millimeter hoch. — Die Zoiden sind so angeordnet, daß die kreisrunden Mündungen zueinander alternieren. Die leicht gekrümmten Internodien setzen sich aus 3 bis 7 Individuen zusammen, in den fertilen können bis 12 vereint sein. Das Gonozoid entwickelt sich immer im proximalen Teil des Internodiums. Als Unterlage dienen Algen, Hydroid-Kolonien, Steine im Seichtwasser bis in Tiefen von über 100 Meter. — Die Verbreitung ist eine sehr weite. Bemerkenswert ist das Vorkommen im Brackwasser und das Eindringen in Flußmündungen (Elbe). Gefunden: Im ganzen Gebiet der Nordsee und in der westlichen Ostsee, im arktischen Gebiet, ferner in Labrador, in Kalifornien, im Mittelmeer und der Adria, in Neuseeland und den Fidschi-Inseln. (Figur 520.)

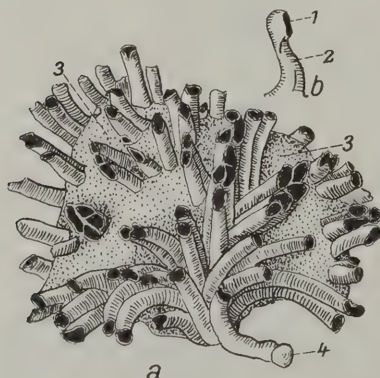


Figur 520. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cyclostomata. — ***a*** *Crisia eburnea* C. von Linné: *steriles Internodium mit 5 Zoiden.* (Nach F. Borg 1930). — ***b*** *Profilansicht der Larve.* (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Öffnung des Saugnapfes; (*3*) Zone der Corona. Darm und birnförmiges Organ sind zurückgebildet. Vergrößerung 82-fach. (Nach J. Barrois 1877)

2. Division: ACAMPTOSTEGA. Bei aufrechtem Wuchs sind die Zoarien lappenförmig oder fächerförmig. Gelenke und Rhizoide werden nicht gebildet. Das Zoarium ist daher ungegliedert.

Familie: ***Tubuliporidae.*** Die Kolonien breiten sich auf der Unterlage aus oder ihre lappenförmigen Zweige erheben sich mehr oder weniger von dieser. Die distalen Teile der Individuen treten als kurze Röhrenstücke hervor. Fossil in mesozoischen und tertiären Ablagerungen.

Tubulipora flabellaris O. Fabricius (1780). Bei älteren Zoarien von etwa 25 Millimeter Durchmesser tritt die fächerförmige Anordnung der Zoiden deutlich hervor, wobei die einzelnen Individuen radiär angeordnete Reihen bilden können. Im lebenden Zustand sind die Kolonien blaßpurpur gefärbt. Die Röhrenenden erheben sich über das Niveau des Zoariums. Die Gonozoide sind zunächst langgestreckt, können sich aber durch Ausbuchtungen ausbreiten und den Raum zwischen den freien Röhrenstücken ausfüllen.



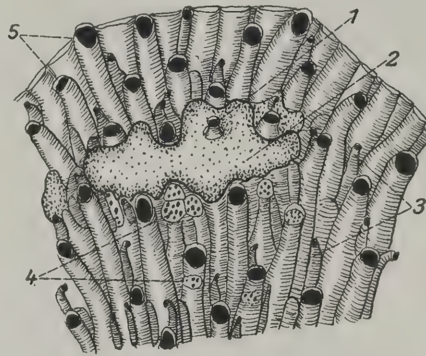
Figur 521.

Figur 521. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cyclostomata). — *Tubulipora flabellaris* O. Fabricius. ***a*** der Raum zwischen den Zoiden ist durch ein Gonozoid (*3*) ausgefüllt. — ***b*** (*2*) ein Tubulus; (*1*) seine Mündung. (Nach F. A. Smitt)

Der Tubulus der Gonozoide hat eine sehr markante Gestalt. Zur Ansiedlung dienen Zostera-Blätter, Algen und Muschel-Schalen. Die in Rede stehende Art bewohnt das Seichtwasser der Küste und dringt aber bis zu Tiefen von 50 Metern vor. — Die Verbreitung erstreckt sich von Spitzbergen und Grönland über die Nordsee und Westküste Europas bis ins Mittelmeer und in die Adria. Auch in Süd-Labrador wurde *Tubulipora flabellaris* gefunden. (Figur 521.)

Familie: ***Diastoporidae.*** Das hervorstechende Merkmal dieser Familie ist der Besitz von Nanozoiden. Fossil: Jura und Kreide häufig, seltener Tertiär und Jetztzeit.

Diplosolen obelia G. Johnston (1838). Die Zoarien bilden kreisförmige oder gelappte Überzüge auf der Unterlage. Die Enden der Röhren sind leicht gekrümmt und erheben sich ein wenig aus dem Niveau des Zoariums. Mit den Autozoiden alternieren als Heterozoide die kleinen Nanozoide, deren Funktion unbekannt ist. Einige der Röhren können durch eine gelochte Platte geschlossen sein. Die Gonozoiden breiten sich zwischen den Röhren in querer Richtung aus. Der Tubulus ist kurz und besitzt eine kreisrunde Mündung. Die Kolonien siedeln sich auf Steinen, Algen, Ascidien im seichten bis tieferen Wasser an. — Verbreitung: Im europäischen Nordmeer und von Nowaja Semlja über Spitzbergen, Grönland, Küste von Norwegen, Kattegat, Bretonische Küste (Roscoff), Mittelmeer, Adria. Fossil in postpliozänen Schichten Kanadas. (Figur 522.)

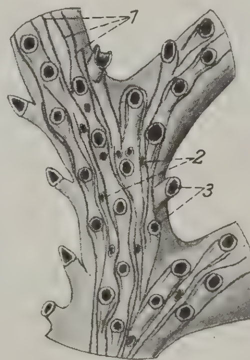


Figur 522. Vermes oligomera: Bryozoa (Cyclostomata). — *Diplosolen obelia* G. Johnston: *Teil eines Zoariums.* (*1*) Tubulus; (*2*) Gonozoid; (*3*) Nanozoide; (*4*) Verschlußplatte mit Poren; (*5*) Autozoide. (Nach F. Borg 1930)

3. Division: PACHYSTEGA. Ihr Wuchs ist aufrecht; es läßt sich eine deutliche Frontalseite mit den Aperturen und eine Basalseite unterscheiden. Die Röhren der Zoide verschmelzen miteinander durch Bildung von dicken und verkalkten Kryptozysten. Dadurch erhalten die verzweigten Zoarien ein korallenartiges Aussehen.



Figur 523.



Figur 524.

Figur 523. Vermes oligomera: Bryozoa (Cyclostomata). — *Hornera lichenoides* C. von Linné: *Teil eines Zoariums,* eine Cyclostomen-Form mit starker Verkalkung des Skelettes. (Nach F. Borg 1930)

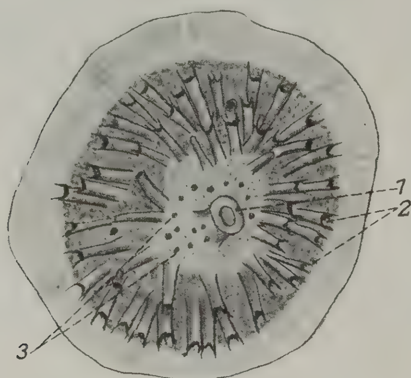
Figur 524. Vermes oligomera: Bryozoa (Cyclostomata). — *Hornera lichenoides* C. von Linné: *Frontalansicht eines Zweiges.* (*1*) die wellenförmigen Linien werden durch Kryptozysten bewirkt; (*2*) Poren; (*3*) Mündung des Autozoids. Vergrößerung 25-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

Familie: ***Horneridae***. Die Zoarien bestehen aus dicken, dichotomisch verzweigten Ästen, an welchen durch Kryptozysten gebildete, wellenförmige Leisten bemerkbar sind. Fossil: Kreide bis zur Gegenwart.

Hornera lichenoides C. v. Linné (1758). Die Zahl der die Zweige bildenden Zoide läßt sich nur aus den Mündungen bestimmen, da die Räume zwischen den Röhren durch die Kryptozysten ausgefüllt sind. Der Gonozoid wird nahe der Bifurkation des Astes gebildet und wölbt sich gezwungen durch die Raumenge an der Basalseite blasenartig vor. Die Stöcke können eine Höhe bis 20 Zentimeter erlangen. Diese infolge der starken Verkalkung fest und schwer werdenden Bryozoen-Stöcke benötigen Felsen als sichere Unterlage. Die Ansiedlung betrifft Tiefen von 50 und mehr Metern. — Die in Rede stehende Art gehört der arktischen und subarktischen Zone an. Fundgebiete: Karische See, Grönland, Norwegen. (Figur 523, 524.)

Familie: ***Lichenoporidae.*** Die Zoarien sind scheibenförmig, einfach oder zusammengesetzt. Die Zoide haben Röhrenform und erheben sich mit ihren Mündungsstücken über die Fläche des Zoariums. Fossil Jura bis zur Gegenwart.

Lichenopora (*Disporella*) *hispida* J. Fleming (1828). Die Kolonien haften entweder in der Gänze an der Unterlage oder der Rand ist abgehoben. Durch regenerative Knospung kann die Form einer einfachen Scheibe in eine aus mehreren, verschieden großen, runden Zoarien bestehenden Bildung übergeführt werden. Jedes Teilstück kann dann in seiner Mitte eine Mündung des Brutraumes besitzen. Die Koloniescheiben können einen Durchmesser bis 35 Millimeter erreichen. Als Unterlagen werden von den Larven Korallen, Hydroidem-Stöcke, Konchilien-Schalen und Algen gewählt. Der Lebensraum dieser Art erstreckt sich auf die Küsten-Zone bis in Tiefen von etwa 300 Metern. — Verbreitung: Süd-Labrador, Grönland, Norwegen, Skagerrak, Kattegat, Oeresund, Beltmeer, Bretagne. (Figur 525, 526.)



Figur 525.



Figur 526.

Figur 525. Vermes oligomera: Bryozoa (Cyclostomata). — *Lichenopora hispida* J. Fleming: *Zoarium.* (*1*) Tubulus des Gonozoids; (*2*) Autozoide; (*3*) Poren. Vergrößerung 25-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

Figur 526. Vermes oligomera: Bryozoa (Cyclostomata). — *Lichenopora hispida* J. Fleming: *Zoarium, welches im Wachstum eine gelappte Form angenommen hat.* Natürliche Größe. (Nach Th. Hincks 1880)

2. Unterordnung: Cheilostomata

Die Zystide sind kästchen- oder flaschen- oder röhrenförmig. Die Mündung liegt subterminal oder nahezu terminal. Wenn die kästchenförmigen Zoide mit ihren Seitenflächen zusammenstoßend mosaikartig angeordnet sind, bilden die Zoarien krustenförmige Überzüge des Substrates oder sie wachsen als flache, blattartige Bildungen in den Wasserraum. Röhrenförmige Zoide können sich als solitäre Individuen von der Unterlage erheben oder sie sind zu zweien oder mehreren vereint und bilden bäumchenförmig verzweigte Kolonien. An den Zoarien der Cheilostomata ist meist eine Frontalseite, gekennzeichnet durch die Mündungen der Zoide, und als Gegenseite eine Basalseite zu unterscheiden. Das der Apertur

nahegelegene Ende des Zoids ist das morphologische Vorderende. Als distal gelegen werden Teile des Körpers in der Richtung nach der Peripherie des Zoariums, proximal in der Gegenrichtung bezeichnet. Die Leibeswand des Rumpfes ist mehr oder weniger verkalkt. Ein charakteristisches Merkmal dieser Gruppe besteht im Besitze eines, in manchen Fällen auch verkalkten Deckels, durch welchen die Mündung abgeschlossen werden kann. Bei *den Cheilostomata* ist der Polymorphismus zu einer hohen Ausbildung gekommen. Diesem Umstande und der Tendenz zu mutativen Abänderungen der Außenarchitektur ist die Fülle und reiche Gliederung in Gattungen und Arten zuzuschreiben. Aus der Umbildung von Autozoiden gehen Heterozoide hervor, zu welchen die Avikularien und Vibrakularien gerechnet werden. Diesen Bildungen kommt in der Determination ein diagnostischer Wert zu. Die vorkommenden Wurzelfäden zur Befestigung der Kolonie an der Unterlage sind bloße Auswüchse von Zoiden; ihnen kommt daher nicht der Individualitätswert zu. *Unter allen Bryozoen* zeigen *die Cheilostomata* die reichsten Skulpturen, und zwar zeigt solche hauptsächlich die Frontalfläche. Auf diesen mannigfaltigen Bildungen beruht zum großen Teil die Klassifikation der besagten Unterordnung. Das Wesentliche wäre aber, die biologische Bedeutung dessen was als Skulptur bezeichnet wird zu ergründen. Es sei hier die Aufmerksamkeit auf die mannigfaltigen Umbildungen der Randborsten und Randdornen des Aperturfeldes und der Apertur selbst gelenkt. Auf diese Erscheinungen hin wären die bezüglichen Abbildungen zu studieren. Zur Erfassung dieser Skulpturen ist eine eigene Nomenklatur geschaffen worden [siehe Seite (5) 286]. Wo die Leibeswand der Hals-Region (Tentakel-Scheide) in der Zoid-Mündung in die Leibeswand des Rumpfes übergeht, wird eine Ringfalte, die Duplikatur, gebildet. Im eingezogenen Zustande verschließt der Deckel die Apertur. Er wird durch eigene Muskeln bewegt. Sofern die Leibeswand der Frontalseite nicht verkalkt und noch elastisch ist, wird die Frontalwand durch die Kontraktion der Parietalmuskulatur nach abwärts gezogen und so ein Überdruck in der Zölom-Flüssigkeit hervorgerufen, der die Evagination der Tentakel-Krone zur Folge hat. Die Frontalwand des Zoids erfährt dabei durch den Muskelzug eine Eintellung. Der Mechanismus für die Bewegungen der Tentakel-Krone ist also hier ein einfacher. Komplizierter ist die bezügliche Einrichtung bei starrer Beschaffenheit der Frontalwand infolge stärkerer Verkalkung. Bemerkenswert ist in solchem Falle der Schwund der nun nicht mehr nötigen Schutzdornen des Aperturfeldes. In den Fällen mit verkalkter Frontalwand hat sich *bei bestimmten Cheilostomen-Gattungen* eine sackartige Einstülpung der Frontalwand, der sogenannte Kompensations-Sack herausgebildet [siehe Seite (5) 286 Figur 298 bis 304]. Das Wesentliche vom funktionellen Standpunkt ist dabei, daß der Kompensationssack elastisch ist und daß seine untere Wand durch Muskeln, welche den Parietalmuskeln entsprechen, nach unten gezogen werden kann. Durch diesen Vorgang wird Wasser von außen in den Sack aspiriert und auf diese Weise sein Volumen mit dem Erfolge vergrößert, daß der Tentakel-Apparat durch den erzeugten internen Überdruck ausgestülpt wird. Das Prinzip des Kompensationssackes hat dann auch noch weitere Abänderungen in bezug auf die Art der Beteiligung des Deckels an diesen Funktionen erfahren.

Der Frontalfläche verleihen in vielen Fällen Poren einen bestimmten Charakter, der als Kennzeichen bei der Determination ausgenützt wird. Die

Poren können eine verschiedene Form und Größe und eine verschiedene Verteilung haben. Schlitzförmige Spalten sind auf Zwischenräume zwischen verwachsenen Randdornen *bei den Cribrimorpha* zurückzuführen. — Die Eier werden *nur von wenigen Arten* ins Meer abgelegt, wo sie ihre Embryonalentwickelung bis zum Larven-Stadium durchlaufen. Das ist zweifelsohne ein ursprüngliches Verhalten. In allen anderen Fällen entwickeln sich die Eier unter dem Schutze der Brutpflege, die jedoch eine verschiedene Grundlage haben kann. Im einfachsten Falle läuft der Vorgang der Entwickelung in der Leibeshöhle des Metasomas ab oder es wird der Raum der Tentakel-Scheide dazu herangezogen unter Aufopferung des Darm-Komplexes. In vielen Fällen sind aber eigene Brutkapseln, die Ooecien ausgebildet, deren Brutraum Außenraum ist. — Es sei noch die Bemerkung angeschlossen, daß *zwischen den Cheilostomata* und *der nächsten Unterordnung, das sind die Ctenostomata*, keine scharfe Grenze zu ziehen ist, weil beide zusammen eine phyletische Entwickelungs-Reihe darstellen. Die Cheilostomata treten in der Erdgeschichte zuerst im Jura in Erscheinung und entfalten im Tertiär einen sehr großen Formenreichtum, der bis in die Gegenwart noch fortdauert.

(1) **ANASCA.** Die Zoarien sind an die Unterlage angewachsen oder sie erheben sich teilweise oder ganz von ihr. Die Zoiden sind röhren- oder kästchenförmig. Die Frontalwand ist zur Gänze oder teilweise membranös. Dieses Verhalten ermöglicht einen einfachen Mechanismus zum Ausstülpen und Einziehen der Tentakel-Krone. Der Vorgang der Evagination beruht darauf, daß die Parietalmuskeln in diesem Falle unmittelbar an der Frontalwand des Zoides angreifen und sie bei der Kontraktion nach der Basalseite hin ziehen und eintellen. Auf diese Weise wird der Raum der Leibeshöhle des Metasomas verkleinert und zugleich der Druck in der Leibeshöhlen-Flüssigkeit vergrößert. Der so erhöhte Binnendruck überträgt sich auf die Darmschleife samt Tentakel-Krone und bewirkt deren Evagination.

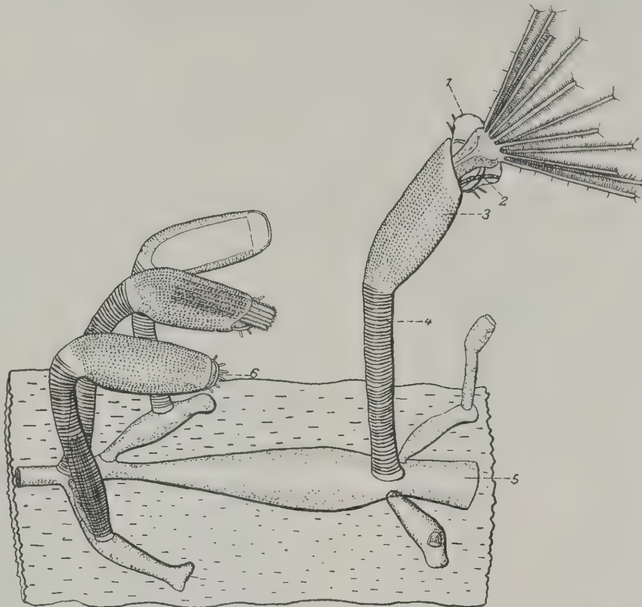
1. Division: MALACOSTEGA. Zoarien sind krustenförmig oder haben einen aufrechten Wuchs. Die Zoiden sind röhren- oder füllhornförmig, einzeln stehend oder paarweise mit den Basalseiten verbunden.

Familie: ***Aeteidae*** J. V. Lamouroux (1812). Es sind primitive Cheilostomata, die Beziehungen *zu den Ctenostomata* erkennen lassen. Die Anregung zu dieser Stellungnahme ging von J. Jullien (1888) und S. F. Harmer (1926) aus, jedoch bedarf die Frage noch einer eingehenderen Untersuchung und Begründung. Der proximale Teil des Zoids ist mit dem Substrat verwachsen und der distale steht aufrecht.

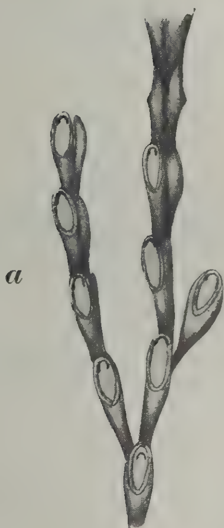
Aetea anguina C. v. Linné (1758). Die zarten, unauffälligen und farblosen Zoarien bestehen aus röhrenförmigen, in einer Reihe aneinanderstoßenden Zoiden, wie dies *Aetea truncata* D. Landsborough (1852) erkennen läßt (Figur 527). Bei *Aetea anguina* ist das Verhältnis der einzelnen Zoiden zueinander jedoch durch Differenzierung der Individuen in 3 verschieden charakterisierte Abschnitte kompliziert und nicht sofort verständlich. Ein proximaler Abschnitt hat hier Spindelform und erscheint ähnlich einem Stolo prolifer am Substrat angeheftet. Aus diesem Pseudo-Stolo erhebt sich der distale Abschnitt jedes Zoids, der aus einem geringelten Stiel und aus einem löffel- oder spatelförmigen Endstück mit der Apertur besteht. Es sei auch erwähnt, daß die Darmschleife bis in den spindelförmigen, proximalen Teil des Zoids bei der Invagination eingezogen wird. Vom Rande des Deckels entspringen 5 bis 6 Dornen. Diese Art neigt sehr zur Variation. Die aufrecht stehenden Abschnitte der Zoide sind 1 Millimeter lang. Die Zahl der Tentakel ist 12. — Unterlage und Vorkommen: Die Zoarien werden auf Algen, Muschelschalen, Steinen der Gezeiten-Zone und des seichten Küstenwassers angesiedelt gefunden. — Die geographische Verbreitung des Genus *Aetea* ist eine weltweite. Die in Rede stehende

Art ist in Süd-Norwegen, an verschiedenen Küstenpunkten von England nachgewiesen worden, aber noch nicht in den deutschen Meeren. Weitere Fundort-Angaben betreffen in Europa die Küste Spaniens und Frankreichs, die Adria, ferner die pazifische Küste Nord-Amerikas, dann Zanzibar, Natal, Tasmanien und antarktische Gebiete. (Figur 528.)

Figur 527. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Aetea anguina* C. von Linné. (*1*) Tentakel-Scheide; (*2*) Rectum; (*3*) spatelförmiger Abschnitt; (*4*) stielförmige Partie des Metasomas; (*5*) Pseudostolo; (*6*) borstenförmige Bildungen. Zu beachten ist, daß der Darm-Komplex bis in den Pseudostolo zurückgezogen wird. Vergrößerung 75-fach. (Original)

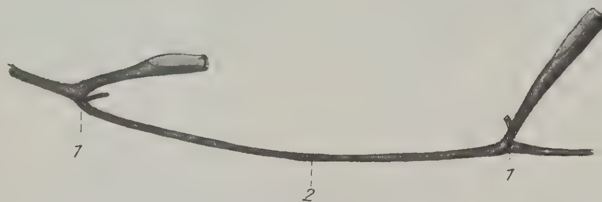


Figur 527.

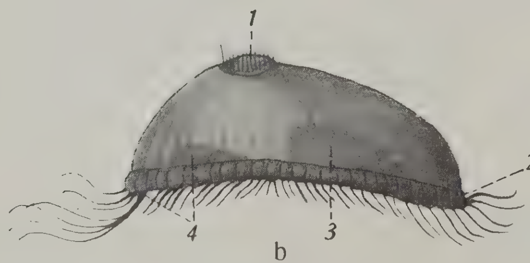


a

Figur 529 ***a***.



Figur 528.



Figur 529 ***b***.

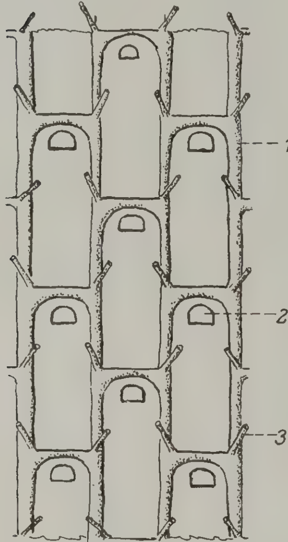
Figur 528. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Aetea truncata* D. Landsborough: *Teil eines Zweiges.* (*1*) Septum zwischen Zoiden; (*2*) der proximale röhrenförmige Teil eines Zoids. Vergrößerung 30-fach. (Nach F. Borg 1930)

Figur 529. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — ***a*** *Eucratea loricata* C. von Linné. 2 Zoide sind immer mit ihren Basalflächen zusammengefügt. Das Aperturfeld ist völlig unbewehrt. Vergrößerung 25-fach. (Nach Th. Hincks 1880). — ***b*** *Larve* in Seitenansicht. (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Corona; (*3*) Saugnapf; (*4*) birnförmiges Organ. Vergrößerung 130-fach. (Nach A. Barrois 1877)

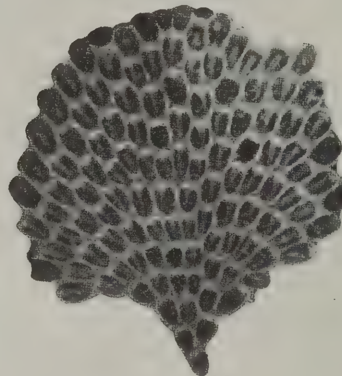
Eucratea loricata C. v. Linné (1758). Die strauchförmigen, reichverzweigten und farblosen Zoarien werden bis 10 Zentimeter lang. Charakteristisch für dieses Genus ist die Anordnung der blasenförmigen Zoide zu Paaren, wobei die Partner mit ihren Basal-

seiten miteinander verwachsen sind. — Zur Ansiedlung dienen Algen, Konchilien-Schalen, Steine, Krabben. — Das Vorkommen erstreckt sich vom Gebiet des seichten Küstenwassers bis etwa 100 Meter Tiefe. — Verbreitung: Zahlreiche Örtlichkeiten der englischen Küste, Norwegen, von der Nordsee bis zum westlichen Teil der Ostsee, Küste Frankreichs, Adria, Australien. (Figur 529 ***a, b***.)

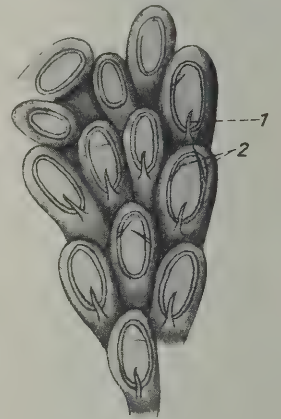
Familie: ***Membraniporidae.*** Die Kolonien dieser sehr zur Variation neigenden und reich gegliederten Gattung bilden krustenförmige Überzüge auf der Unterlage und setzen sich aus mosaikartig angeordneten, kästchenenförmigen Zoiden zusammen. Die Leibeswand kann durch Kryptozysten verstärkt sein. Die äußere Fassade dieser Familie wird durch Schutzeinrichtungen in Form von Rand-Dornen oder dornenartigen Bildungen am Rahmen des Aperturfeldes sehr vielgestaltig. Kleine, vikariierende Avikularien können fehlen oder vorkommen. Die Ooecien sind halbkugelig und können durch je 1 Avikular geschützt sein. Diese Familie war sehr artenreich bereits in der Kreide und im Tertiär und ist es auch heute noch.



Figur 530.



Figur 531.



Figur 532.

Figur 530. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Membranipora membranacea* C. von Linné: *Stück eines Zoariums mit sterilen Zoiden in Quincunx-Anordnung.* (*1*) leistenförmig verdickter Rahmen des Aperturfeldes; (*2*) Apertur; (*3*) verkalkte Dornen. (Nach F. Borg 1930)

Figur 531. Vermes oligomera: Bryozyoa (Cheilostomata). — *Membranipora crustulenta* P. S. Pallas: *Habitusbild.* Vergrößerung 10-fach. (Nach F. Borg 1930)

Figur 532. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Membranipora crustulenta* P. S. Pallas: *Stück eines Zoariums.* (*1, 2*) Rand-Dornen, die in der Zahl und Stärke sehr variieren. Vergrößerung 25-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

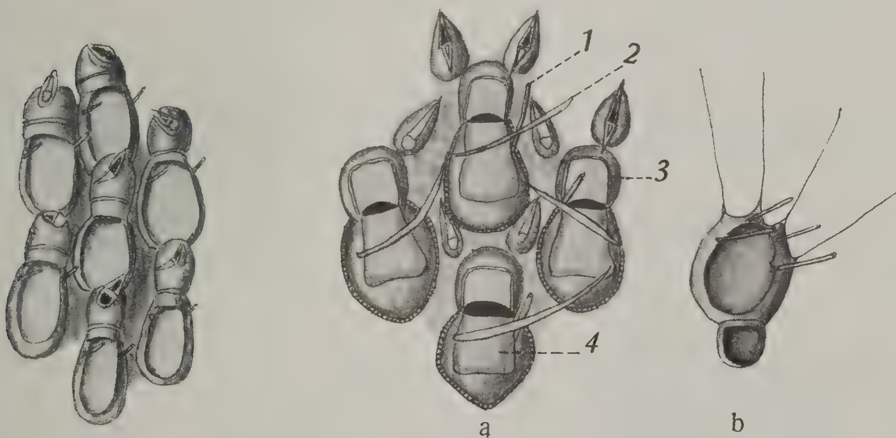
Membranipora membranacea C. v. Linné (1767). Die Zoarien überziehen als Krusten die Unterlage. In der Jugend bilden sie kreisrunde Flecken von einigen Zentimetern Durchmesser, die sich durch Wachstum auf mehrere Dezimeter in beiden Richtungen der Fläche ausdehnen können. Die kästchenförmigen Zoiden sind durch je 1 Dorn in den proximalen Ecken des unverkalkten Aperturfeldes ausgezeichnet. Avikularien und Ooecien fehlen. H. Nitsche (1871, Tafel 1, Figur 4) beschrieb abweichend gestaltete Zoiden mit zylindrischen, am Ende blindgeschlossenen, schlauchartigen Aufsätzen, die sich aus dem Mündungsfeld erheben, unter dem Namen »Turm-Zooecien« (Figur 323). Die Tentakel-Krone setzt sich aus über 20 sehr langen Tentakel zusammen. Die Ansiedlung erfolgt auf Algen unter Bevorzugung von Laminaria und Fucus. — Vorkommen: Gezeiten-Zone und seichtes Küstenwasser. — Die Verbreitung ist eine sehr weite und erstreckt sich von den Küsten Norwegens über die Nord- und Ostsee, über die Nord- und Westküste Europas bis ins Mittelmeer und die Adria. Funde sind auch für die pazifische Küste Nordamerikas, für Neuseeland und Australien mitgeteilt. (Figur 530.)

Membranipora (*Electra*) *crustulenta* P. S. Pallas (1766). Die Zoarien sind krustenförmig. Eigentümlich ist für diese sehr zur Variation neigende Art ein starker Dorn am hinteren (proximalen) Rande des oralen Aperturfeldes. Avikularien und Ooecien werden nicht

gebildet. Als Substrat dienen Steine, Konchilien-Schalen, Pflanzen des Brackwassers. — Vorkommen: Im Seichtwasser des Meeres, Brackwasser-Gebiete und Flußmündungen. Damit ist auch die Toleranz für die Aussüßung des Wassers angedeutet. — Verbreitung: Nord- und Ostsee und in den Flußmündungen dieser Meere; Küste Englands. (Figur 531, 532.)



Figur 533. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Membranipora pilosa* C. von Linné: ***a, b, c*** Die 3 Proben sollen *die große Variabilität in der Bewehrung des Aperturfeldes mit Rand-Dornen innerhalb dieser Art* aufzeigen. Vergrößerung 30-fach. Die Larve ist der *Cyphonautes compressus* A. Schneider (Figur 391). (Nach Th. Hincks 1880)



Figur 534. Figur 535.

Figur 534. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Membranipora unicornis* J. Fleming. Jedes Ooecium ist hier von einem Avikular bewacht und bewehrt. (Nach Th. Hincks 1880)

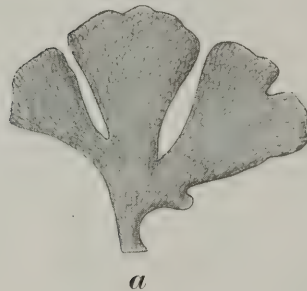
Figur 535. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Membranipora flemingi* G. Busk: ***a** ein Stück eines vollentwickelten Zoariums.* (*1, 2*) verschiedene Form korrespondierender Rand-Dornen rechts und links; (*3*) Ooecium; (*4*) Aperturfeld. Vergrößerung 45-fach. — ***b** Ancestrula, darunter ein Avikular in Bildung.* (Nach Th. Hincks 1880)

Membranipora pilosa C. v. Linné (1767). Die Zoide sind im typischen Falle durch einen kräftigen, sehr langen Dorn in der Mitte des Hinterendes des ovalen Aperturfeldes ausgezeichnet. An den Seitenrändern desselben können weitere, schwächer entwickelte Dornen vorhanden sein. Avikularien und Ooecien fehlen. Die Zahl der Tentakel beträgt 11 bis 14. *Auch dieser Art* dienen hauptsächlich Algen als Unterlage zur An-

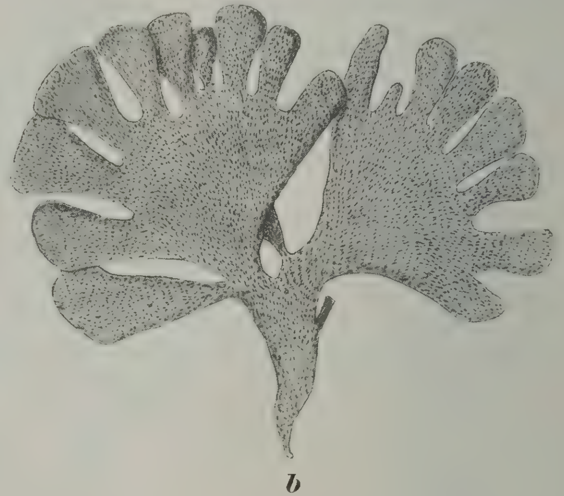
siedlung. — Die Ausbreitung erstreckt sich vom seichten Küstenwasser bis etwa 80 Meter Tiefe. — Die Verbreitung ist eine sehr weite und betrifft die ganze Nordsee und den südwestlichen Teil der Ostsee. Bemerkenswert ist das Eindringen in Flußmündungen. Weitere Fundort-Angaben beziehen sich auf Grönland, Süd-Labrador, das Mittelmeer und die Adria, ferner das Rote Meer, die Arabische See, Indien, Australien, Neuseeland. (Figur 533 *a*, *b*, *c*.)

Membranipora unicornis J. Fleming (1828). Vom Rande des Aperturfeldes entspringen im distalen Abschnitt nur 2 Marginaldornen. Die halbkugeligen Ooecien sind durch ein Avikular bewehrt. Die Art besiedelt Konchilien-Schalen, Ascidien, Steine im seichten bis tieferen Wasser. — Verbreitung: Küsten Englands, der Nordsee und Ostsee, von Grönland und Nowaja Semlja. (Figur 534.)

Membranipora flemingii G. Buck (1854). An Marginaldornen sind nur 2 ausgebildet, von welchen der rechte Dorn stark, sehr lang und säbelartig entwickelt ist. Die Leibeswand wird durch Kryptozysten verstärkt. Am Vorderrand der Ooecien finden sich 2 Avikularien. — Ansiedlung auf Steinen und Konchilien-Schalen und Vorkommen im oberen Litoral bis in tiefes Wasser. Diese Art ist gemein und weit verbreitet. — Fundorte: Grönland, Gullmaren, Helgoland, Roscoff, Adria. (Figur 535.)



a



b

Figur 536. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Carbasea carbasea* J. Ellis & D. Solander: *Habitusbild*. *a* ein jüngeres wenig gelapptes, *b* ein älteres Zoarium mit sekundärer Lappung an der Peripherie. Natürliche Größe. (Nach Th. Hincks 1880)

Familie: ***Flustridae.*** Die kästchenförmigen Zoide sind in einfacher Schicht mosaikartig aneinandergefügt und bilden blattförmige, biegsame Zoarien, die in den Wasserraum hineinwachsen. Avikularien fehlen. Die Ooecien sind entozoidale und treten daher an der Frontalseite nicht hervor.

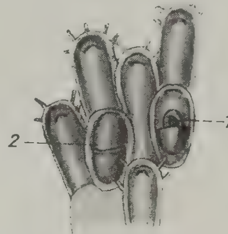
Carbasea carbasea J. Ellis & D. Solander (1786). Die Zoarien haben die Form dichotomisch verzweigter Lappen die sich nach der Peripherie verbreitern. Der proximale Abschnitt des Stockes verschmälert sich zu einem plattgedrückten, aber dünnen Stiel, der durch eine kleine, scheibenartige Verbreitung an der Unterlage befestigt ist. Die Seitenränder des Zoariums sind durch schmale, lange, zu Kenozoiden umgewandelte Zoiden verfestigt. Letztere sind mosaikartig nur in einer Schicht angeordnet, so daß eine Frontal- und eine Basalseite zu unterscheiden ist. Am Rande des Aperturfeldes werden keine Marginaldornen gebildet. Avikularien fehlen. Die papierdünnen Zoarien werden bis 12 Zentimeter hoch und sind im Leben gelbbraun gefärbt. — Zur Ansiedlung werden Konchilien-Schalen und Steine in der Ufer-Zone und des tieferen Wassers gewählt. — Verbreitung: Grönland, Spitzbergen, Norwegen, Küsten Englands, Nordsee, deutsche Bucht, Skagerrak und Kattegat. (Figur 536.)

Flustra foliacea C. v. Linné (1758). Die Stöcke gewinnen eine oder weniger gelappte Form durch wiederholte dichotomische Teilung eines verschmächtigten, als Stiel dienenden Teiles und erreichen eine Höhe bis 18 Zentimeter. Im lebenden Zustand sind sie graubraun bis grünlichbraun gefärbt. Eigentümlich für diese Art ist der Geruch nach Bergamottöl. Die Tentakel-Krone bilden 13 bis 14 bemerkenswert lange, dünne Tentakel. Die Zoiden, zwischen denen sich Avikularien finden, sind im Verband

angeordnet. Der halbrunde distale Rand der Apertur ist mit 4 bis 5 Dornen bewehrt. Der Zoarienrand ist nicht durch Kenozoide versteift. — Konchilien-Schalen und Steine dienen der Befestigung mit einer scheibenartigen Verbreiterung des Zoariums. — Vorkommen: Im seichten Küstenwasser bis zu etwa 150 Meter Tiefe. — Verbreitung: Norwegen, Küsten Englands, Nordsee, deutsche Bucht, wo sie durch zahlreiches Auftreten förmliche Wiesen bildet, Beltmeer, südwestliche Ostsee, Belgien, Normandie, Südwestküste Frankreichs (selten), Adria, Algoa Bay, Amoy (China). (Figur 537, 538.)



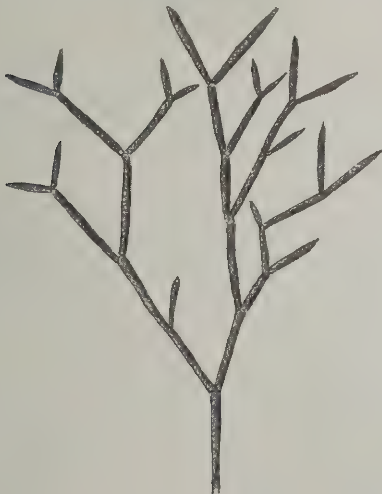
Figur 537. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Flustra foliacea* C. von Linné: *Habitusbild*. Natürliche Größe. (Nach Th. Hincks 1880)



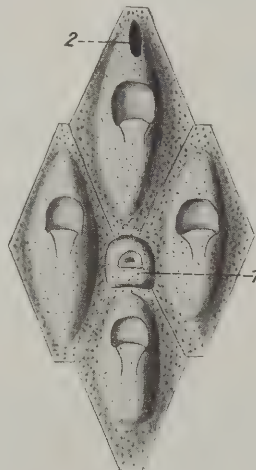
Figur 538. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Flustra foliacea* C. von Linné. (*1*) Avikular; (*2*) Ooecium. (Nach Th. Hincks 1880)

2. Division: PSEUDOSTEGA. Die Zoiden sind in den Internodien in alternierenden Längsreihen angeordnet. Kryptozysten werden gebildet. Die Ooecien werden durch Höhlungen in der dicken Frontalwand als entotoichale gebildet; ihre Mündungen liegen distal von der Apertur. Die vikariierenden Avikularien finden sich zwischen 2 aufeinanderfolgenden Autozoiden.

Familie: ***Cellariidae.*** Die rhomboiden oder ovoiden Zoiden sind mosaikartig und im Verbande angeordnet; ihre Aperturen liegen in der distalen Hälfte, jedoch der Mitte genähert. Die ovalen Ooecien-Öffnungen finden sich in der distalen Region des Zoids. Avikularien sind in die Zoid-Reihen eingeschaltet.



Figur 539. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Cellaria salicornia* P. S. Pallas: *Habitusbild*. Vergrößerung 2-fach. (Nach G. M. R. Levinsen 1894)

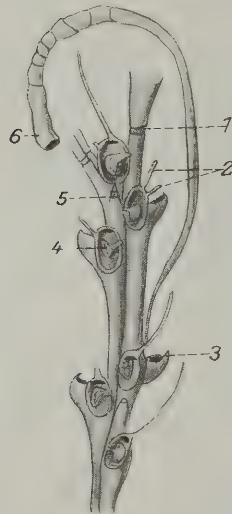


Figur 540. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Cellaria salicornia* P. S. Pallas. (*1*) Avikular; (*2*) Mündung des Ooeciums. Vergrößerung 44-fach. (Nach G. M. R. Levinsen)

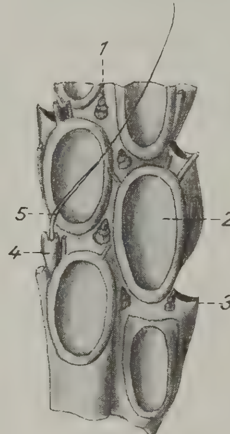
Cellaria salicornia P. S. Pallas (1766). Die Zoarien setzen sich aus zylindrischen, dichotomisch verzweigten Ästen zusammen, die in Internodien geteilt sind. Die Stöcke werden bis 5 Zentimeter hoch. Die Mandibeln der Avikularien sind halbkreisförmig. — Als Unterlage dienen Steine, Konchilien-Schalen, Korallen. — Vorkommen: In Tiefen von 30 bis 40 Metern. — Die Verbreitung ist eine weite: Norwegen, Küsten Englands, Jütland, Skagerrak, Kattegat, in der deutschen Bucht bisher nicht nachgewiesen, Mittelmeer, Algier, Adria, Madeira, Algoa Bay (Südafrika), Neuseeland, Australien. (Figur 539, 540).

3. Division: CELLULARINA. Die Kolonien sind verästelt und baumförmig. Die Zoiden sind in einfacher Schicht, meist in 2 Längsreihen angeordnet und kehren die Aperturen nach derselben Seite. Kryptozysten werden nicht gebildet. Adventive Avikularien sind bei allen Arten vorhanden und bei Scrupocellariidae auch Vibrakularien. Wurzelfäden sind eine häufige Erscheinung. Die hyperstomialen Ooecien ragen halbkugelig über die Fläche der Zoarien hervor.

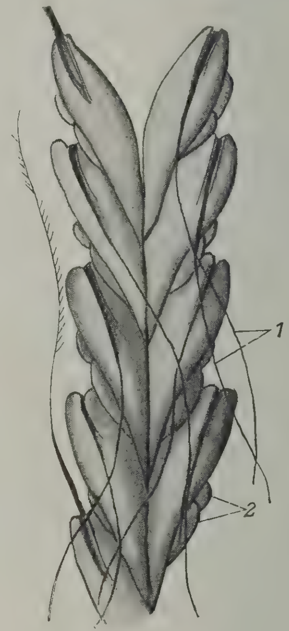
Familie: ***Scrupocellariidae.*** Die Avikularien sind ungestielt; Vibrakularien werden nicht gebildet.



Figur 541.



Figur 542.



Figur 543.

Figur 541. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Tricellaria ternata* J. Ellis & D. Solander. (*1*) Gelenk; (*2*) Rand-Dornen des Aperturfeldes; (*3*) Lateralavikular; (*4*) Scutum; (*5*) Frontalavikular; (*6*) Wurzelfaden. (Nach Th. Hincks 1880)

Figur 542. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Caberea ellisi* J. Fleming: *Frontalansicht.* (*1*) frontales Avikular; (*2*) Aperturfeld; (*3*) laterales Avikular; (*4*) Vibrakular; (*5*) dessen Borste. Vergrößerung 30-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

Figur 543. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Caberea ellisi* J. Fleming: *Ansicht der Basalseite.* (*1*) Vibrakular mit exzessiv langen Borsten; (*2*) laterales Avikular. Vergrößerung 26-fach. (Nach F. S. Harmer 1896)

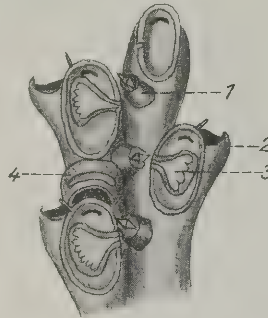
Tricellaria ternata J. Ellis & D. Solander (1786). Die weißlichen Zoarien sind strauchförmig; sie werden 1 bis 2 Zentimeter hoch. Die Internodien setzen sich aus 3 Reihen von Zoiden zusammen. Wurzelfäden sind vorhanden. — Unterlage: Hydroiden-Stöcke, Konchilien-Schalen, Algen. — Vorkommen: Von der Seichtwasser-Zone bis zur Tiefe von etwa 200 Metern. — Verbreitung: Island, Grönland, Norwegen, deutsche Bucht, Skagerrak, Belgien. (Figur 541.)

Caberea ellisi J. Fleming (1818). Die Zoarien sind strauchförmig, haben dichotomisch verzweigte Äste von gelbbrauner Farbe und werden 2 bis 4 Zentimeter hoch. Die Zoiden sind meist in 2, aber auch in 3 bis 4 Reihen angeordnet. Das ovale Apertur-

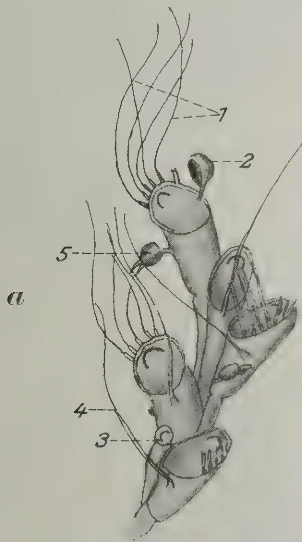
feld ist von einem verkalkten Rand umgeben, ein Scutum fehlt. Charakteristisch für diese Art sind Vibrakularien mit sehr langen Borsten an der Basalseite der Zweige. Es sind laterale und mediale Avikularien vorhanden. Wurzelfäden werden gebildet. Die Ooecien sind flach. — Unterlage: Hydroiden, Wurm-Röhren, auf sandigem und steinigem Grund in Wassertiefen bis 300 Meter. — Verbreitung: Grönland, Norwegen, Finnland, Skagerrak, deutsche Bucht, Roscoff. (Figur 542, 543.)

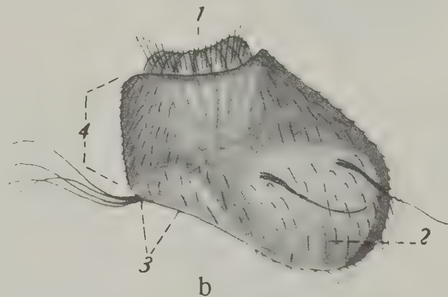
Scrupocellaria scabra P. J. van Beneden (1848). Die Zoarien sind strauchförmig und setzen sich aus dichotomisch verzweigten Ästen zusammen. Höhe der Stöcke 12 bis 20 Millimeter. Die Farbe kann als grauweiß bezeichnet werden. Die Zoiden sind in den Internodien in 2 Reihen angeordnet. Im distalen Gebiet des Aperturfeldes ist ein Marginaldorn entwickelt. Charakteristisch ist ferner ein großes Scutum mit fingerförmig-gelappten Rand. Die Ooecien sind blasenförmig. Die Lateral-

Figur 544. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Scrupocellaria scraba* P. J. van Beneden. (*1*) frontales Avikular; (*2*) laterales Avikular; (*3*) Scutum; (*4*) Ooecium. (Nach Th. Hincks 1880)



Figur 544.





Figur 545. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — ***a*** *Bicellaria ciliata* C. von Linné. (*1*) lange dünne Rand-Borsten; (*2* und *3*) Ooecium; (*4*) Vibrakular; (*5*) Avikular. Vergrößerung 4-fach. (Nach Th. Hincks 1880). — ***b*** *Larve.* (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Saugnapf; (*3*) birnförmiges Organ; (*4*) Zone der Corona. Vergrößerung 200-fach. (Nach A. Barrois 1877)

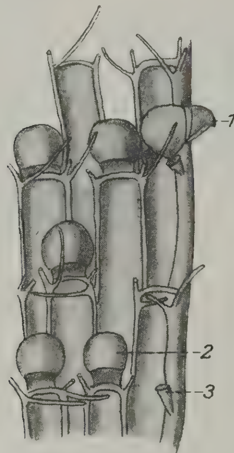
avikularien sind sitzend, die Frontalavikularien haben einen dicken, sockelartigen Stiel. — Als Unterlage dienen Steine der Litoralzone bis zu Tiefwasser von 300 Metern. — Verbreitung: Spitzbergen, Grönland, Skandinavien, Küsten Englands, Nordsee, deutsche Bucht, Kattegat, Semsö Belt, Oeresund, Madeira. (Figur 544.)

Bicellaria ciliata C. v. Linné (1758). Diese Art erzeugt zarte, perlweiße 1 bis $1^1/_2$ Zentimeter hohe Stöcke, deren Äste dichotomisch verzweigt sind und ihre Enden nach der Frontalseite krümmen. Die Zoiden erscheinen in 2 Reihen angeordnet. Eigentümlich sind hier die langen Marginalborsten am distalen Rande des Aperturfeldes; am proximalen Ende desselben ist nur 1 Borste entwickelt. 12 bis 16 Tentakel bilden die Tentakel-Krone. Die gestielten Avikularien finden sich lateral am Zoid. Eigentümlich sind die Ooecien dadurch, daß sie mit einem Stielchen seitlich am Aperturfeld angeheftet sind. — Diese Art siedelt sich vorwiegend auf Hydroiden-Kolonien, auf Algen, Konchilien-Schalen und Steinen, in der Gezeiten-Zone bis 100 Meter Tiefe an. — Verbreitung: Norwegen, Küsten Englands, Nordsee, Helgoland, Skagerrak, Kattegat, Nord-Amerika, Süd-Afrika. (Figur 545 ***a***, ***b***.)

Bugula flabellata J. V. Thompson (1847). Die Kolonien von 2 bis 3 Zentimeter Höhe sind strauchförmig und setzen sich aus dichotomisch verzweigten Ästen zusammen, die aus einem kurzen Stiel hervorgehen. Die Farbe ist eine graubraune. Die oblongen Zoiden sind in 4 bis 7 Reihen angeordnet. In jedem distalen Winkel des 4-eckigen Aperturfeldes entspringt 1 Marginaldorn. Die Zahl der Tentakel beträgt 14. Die Ooecien sind groß und halbkugelig. Es sind größere gestielte Lateralavikularien und sehr kleine frontale zu unterscheiden. — Zur Ansiedlung werden Steine, Muschelschalen, Krabben, Wurmröhren, andere Bryozoen verwendet. — Das Vorkommen erstreckt sich vom Küstenwasser bis in Tiefen von mehr als 100 Metern. — Die Verbreitung ist eine weite: Küsten Englands, Nordsee, Helgoland, Ostende, Mittelmeer, Adria, Florida, Kap der Guten Hoffnung. (Figur 546 ***a***, ***b***, 547.)



Figur 546. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Bugula flabellata* J. V. Thomson: ***a*** *Habitusbild*. Natürliche Größe. (Nach G. M. R. Levinsen 1894). — ***b*** *Larve*. (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Pigment-Flecke (5 Paare!); (*3*) Saugnapf; (*4*) birnförmiges Organ. (Nach A. Barrois 1877)



Figur 547.



Figur 548.

Figur 547. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Bugula flabellata* J. V. Thomson. (*1*) Avikular; (*2*) Ooecium; (*3*) Stiel eines abgebrochenen Avikulars. (Nach Th. Hincks 1880)

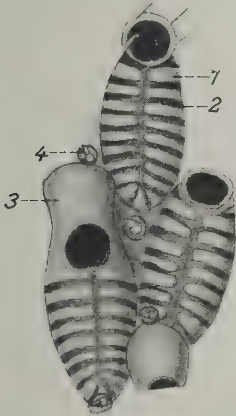
Figur 548. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Bugula murrayana* G. Johnston. Zur Ergänzung zu *Bugula flabellata* J. V. Thomson (Figur 547). (*1*) Ooecium; (*2*) frontales Avikular; es kommen auch laterale vor. Zum Unterschied von *Bugula flabellata* J. V. Thomson ist das Aperturfeld durch Borsten geschützt. Vergrößerung 28-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

4. Division: CRIBRIMORPHA. Die hierher gehörenden Formen sind durch quere Rippen ausgezeichnet, die über das Aperturfeld verlaufen und aus verwachsenen Borsten hervorgehen. Auf diese Weise entsteht eine wohl durch Spalten unterbrochene, verkalkte Decke, die die Ursache für die Bildung einer Art

Kompensations-Sack aus der unverkalkten Membran des Aperturfeldes sein kann. Im Hinblick auf dieses Merkmal nehmen die Cribrimorpha eine vermittelnde Stellung zwischen den Anasca und Ascophora ein. Kryptozysten werden gebildet.

Familie: ***Cribrilinidae.*** Die Rippen des Aperturfeldes, welche aus Marginaldornen hervorgehen, stoßen in der Mittellinie desselben nicht zusammen oder sind miteinander verwachsen. Die Rippen sind durch quere Furchen getrennt.

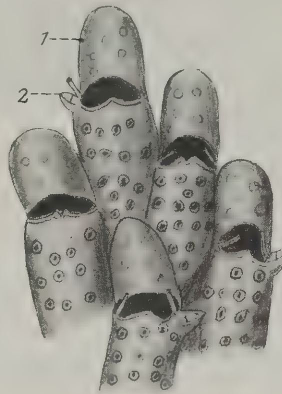
Membraniporella nitida G. Johnston (1838). Die Zoarien bilden Krusten in Gestalt kleiner, ovaler oder kreisförmiger Scheiben, deren Oberfläche Silberglanz zeigt. Die Zahl der flachen Rippen des Aperturfeldes wechselt zwischen 3 und 11, ohne daß aber die der rechten und linken Seite immer korrespondieren. Die Mündung ist halbkreisförmig. In



Figur 549.



Figur 550.



Figur 551.

Figur 549. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Membraniporella nitida* G. Johnston. (*1*) aus Randborsten hervorgegangene Rippen; (*2*) Zwischenräume zwischen diesen; (*3*) Ooecium; (*4*) Avikular. Vergleiche Figur 550. Vergrößerung 47-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

Figur 550. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Membraniporella nitida* G. Johnston: *Primär-Zoid mit Rand-Borsten am Aperturfeld.* (Nach Th. Hincks 1880)

Figur 551. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Cibrilina punctata* A. H. Hassall. (*1*) Ooecium; (*2*) laterales Avikular. Zahlreiche Poren in der aus der Verschmelzung von Rand-Borsten entstandenen Frontalplatte. Vergleiche Figur 316 und 410. Vergrößerung 45-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

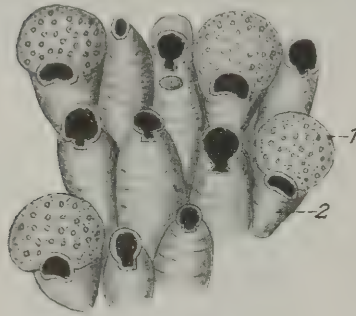
manchen Fällen ist ein kleiner Mucro vorhanden. Die Zahl der Mündungs-Dornen beträgt 4 bis 6. In der Tentakel-Krone sind 14 bis 16 Tentakel zu zählen. Kleine Avikularien finden sich eingestreut zwischen den Autozoiden an deren proximalen Enden. Die kugeligen Ooecien sind perlweiß und besitzen entweder eine glatte Oberfläche oder diese ist fein gekörnt. Das Primärzoid unterscheidet sich von den älteren Zoiden in Form und Organisation wie dies die Figur 550 zeigt. Diese Spezies neigt sehr zur Variation in bezug auf die Bildung der Rippen des Mündungsfeldes. — Unterlage und Vorkommen: Steine, Konchilien-Schalen, Spongien, Algen, Ascidien der Gezeiten-Zone bis zu Tiefen von 25 Metern. — Verbreitung: Schweden, Küsten Englands, Nordsee, deutsche Bucht, Nordküste Frankreichs, Neuseeland. (Figur 549.)

Cribrilina punctata A. H. Hassall (1841). Die Kolonien bilden krustenförmige Überzüge mit silberglänzender Oberfläche und bogenförmigen Begrenzungen. Die Tentakel-Krone ist groß, aber sehr zart und besitzt über 13 Tentakel. Die frontale Wand der abgeflachten, zylindrischen Zoide ist von unregelmäßig verteilten Poren durchsetzt. Am Rande der Mündung finden sich 2 bis 5 Borsten, wenn sie nicht abgefallen sind, und an der Hinterlippe ist entweder ein kleiner einfacher oder doppelter Mucro oder Sinus vorhanden. Die Ooecien sind kugelig oder haubenförmig und in manchen Fällen in der Mittellinie gekielt. Kleine Avikularien sind einseitig oder beiderseitig der Mündung entwickelt oder sie fehlen. Bei der Ansicht von der Basalseite

lassen sich die dieser Gattung zukommenden Poren-Kammern feststellen. — Unterlage: Steine, Algen in der Gezeiten-Zone bis in mäßige Tiefen. — Verbreitung: Karisches Meer, Süd-Norwegen, Küsten Englands, Nordsee, deutsche Bucht, Südwest-Frankreich. (Figur 551.)

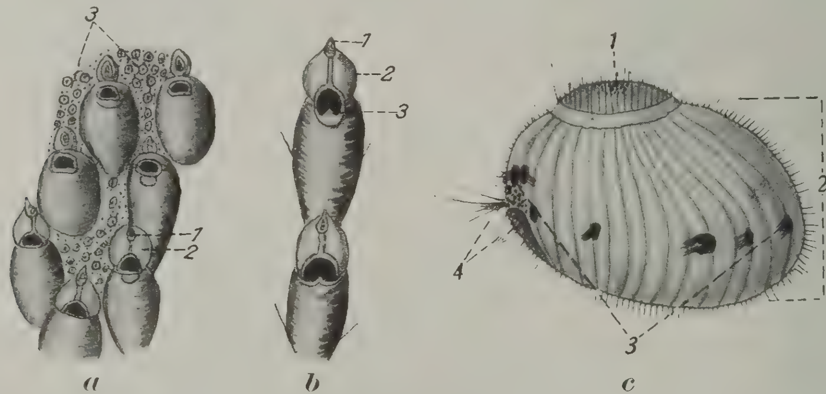
(2) Sectio. **ASCOPHORA.** Das Charakteristikum dieser Abteilung ist die Ausbildung von Kompensationssacks im Zusammenhang mit der Verkalkung der Frontalwand.

Familie: ***Hippothoidae.*** Die Kolonien setzen sich aus langovalen Zoiden zusammen und bilden silberglänzende Krusten am Substrat. Avikularien fehlen. Die Ooecien entstehen an sehr kleinen Zoiden; ihre Wand zeigt Poren.



Figur 552. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Hippothoa hyalina* C. von Linné. (*1*) Ooecium; (*2*) als fertiles Zoid meist kleiner und in seiner Organisation reduziert. Vergrößerung 45-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

Hippothoa hyalina C. v. Linné (1767). Die Zoarien sind kreisrund, etwa 1 Zentimeter im Durchmesser und bilden weißliche Krusten, in welchen die Individuen in Kreisen und radiär angeordnet sind. Die Zoide sind lang-oval und haben eine terminale Mündung, an deren proximalem Rand entweder ein Sinus oder ein kleiner Mucro ausgebildet sein kann. Die Zahl der Tentakel ist 12. Die ooecienerzeugenden Individuen sind in ihrer Organisation unvollständig. Die Ooecien selbst könnten in Hinblick auf ihre Größe und ihre Größenverhältnisse zum zugehörigen Zoid als wasserköpfig bezeichnet werden. Ihre Wand ist von Poren durchsetzt. Auch diese Art neigt sehr zur Abänderung. — Unterlage und Vorkommen: Laminaria und andere Algen, Sertulariidae, Steine, Konchilienschalen der Gezeiten-Zone bis zu Tiefen von 200 Metern. — Die Verbreitung ist eine kosmopolitische: Nowaja Semlja, Bären-Inseln, Spitzbergen, Grönland, Davis-Straße, allgemein verbreitet an den Küsten von Großbritannien und Island, Nordsee, deutsche Bucht, Roscoff, Südwest-Frankreich, Kap der Guten Hoffnung, Neuseeland, Kerguelen, Falkland-Inseln, Kalifornien. (Figur 552.)



Figur 553. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Chorizopora brongniartii* J. V. Audouin: ***a*** *Form mit distant angeordneten Zoiden*, deren Zwischenräume durch ein kalkiges Netzwerk mit größeren und kleineren Poren ausgefüllt sind. (*1*) Avikular; (*2*) Ooecium. — ***b*** *Form mit eng angeordneten Zoiden*. (*1*) Avikular; (*2*) gekieltes Ooecium; (*3*) Autozoid. Vergrößerung 27-fach. (Nach Th. Hincks 1880). — ***c*** *Larve*. (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Corona; (*3*) Pigment-Flecke (6 Paare); (*4*) birnförmiges Organ. (Nach L. Calvet 1890)

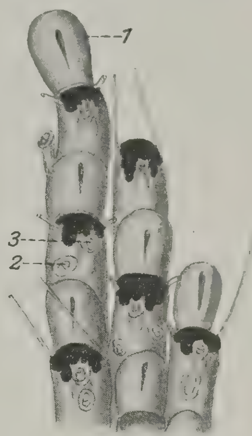
Chorizopora brongnartii J. V. Audouin (1828). Die Kolonien bilden große, oft silberglänzende Krusten mit gelappten Rändern. Die langovalen Zoiden mit subterminalen Mündungen sind entweder eng aneinandergeschlossen oder sie liegen distant und dann sind die Zwischenräume von einer von Poren durchsetzten Kalkmasse ausgefüllt. Der proximale Rand der Apertur kann geradlinig sein oder es kann ein Mucro

vorliegen. Die Ooecien sind haubenförmig und gekielt. Kleine Avikularien finden sich an den Distalenden der Zoiden. — Unterlage und Vorkommen: Muschelschalen Steine, Fucus; seichtes Wasser bis Tiefen von über 400 Metern. — Verbreitung: Küsten Großbritanniens, bei den ostfriesischen Inseln einmal auf treibender Himanthalia beobachtet, Roscoff, Südwest-Küste Frankreichs, Mittelmeer, Adria. (Figur 553.)

Familie: ***Reteporidae.*** Die Kolonien haben eine trichterförmige Gestalt. Die Wand des Zoariums ist sieb- oder gitterartig durchbrochen. Die Aperturen der Zoide liegen an der Trichter-Innenfläche. An der äußeren basalen Fläche sind Avikularien verteilt. Das ganze Zoarium erhält infolge der Verkalkung eine starre Beschaffenheit.



Figur 554.



Figur 555.



Figur 556.

Figur 554. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Retepora beanina* R. King: *Habitusbild.* Natürliche Größe. (Nach Th. Hincks 1880)

Figur 555. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Retepora beanina* R. King: *Ansicht der Frontalseite.* (*1*) Ooecium mit einer schlitzförmigen Einsenkung; (*2*) sitzendes Avikular, über das Zoarium verstreut; (*3*) Avikular am proximalen Rand der sekundären Apertur, einem Rostrum aufsitzend. An der Innenseite desselben finden sich 2 bis 3 kleine Dentikel. Vergrößerung 27-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

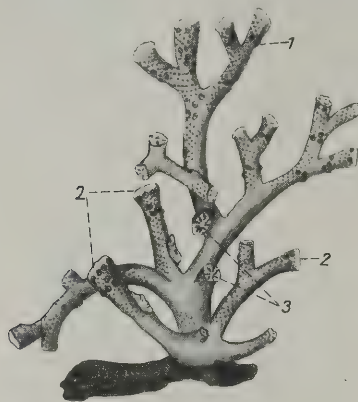
Figur 556. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Retepora beanina* R. King: *Ansicht der Basalseite.* (*1*) Grenzleisten der Zoide; (*2*) Fenster in der Fläche des Zoariums; (*3*) adventive Avikularien. (Nach Th. Hincks 1880)

Retepora beaniana King (1846). Im Hinblick auf die feste, korallenähnliche Beschaffenheit und die besondere Form der Zoarien gehört die *Retepora* zu den markanten Erscheinungen unter den marinen Bryozoen. Durch die fensterartigen Durchbrechungen der Zoarienwände erinnert das Habitusbild an Spitzengewebe. Die Farbe der Kolonien ist im Leben blaßrot; sie werden bis 30 Millimeter hoch und bis 50 Millimeter breit. Die Zoiden sind lang-oval und so dachziegelartig aneinandergefügt, daß der proximale Teil eines Zoides von dem distalen des dahinterliegenden überdeckt wird. Am Hinterrand der sekundären Apertur ist ein von je einem kleinen Dentikel begrenzter Sinus charakteristisch. Die Ooecien sind haubenförmig und besitzen an ihrer Mittellinie einen schlitzartigen Spalt. Von den kleinen Avikularien dieser Art hat immer eines ein hinter der Apertur gelegenes Rostrum zum Support, während andere Avikularien unregelmäßig über die Frontalseite zerstreut liegen. Bemerkenswert sind ferner Avikularien, die die basale Seite des Zoariums mit bilden helfen. Die Grenzen der Zoiden treten an dieser Seite als Leisten hervor. — Unterlage und Vorkommen: Konchilien-Schalen, Steine, Korallen, Ascidien; Küstenwasser bis zu Tiefen von 600 Metern. — Verbreitung: Küsten Großbritanniens, arktisches Meer, Norwegen, Finnmark, in der deutschen Bucht nicht beobachtet, Skagerrak, Kattegat, Mittelmeer, Villefranche-sur-mer, Adria. (Figur 554, 555, 556.)

Familie: ***Myriozoidae.***

Myriozoum truncatum P. S. Pallas (1766). Die Stöcke haben einen aufrechten Wuchs; sie setzen sich aus kalkigen, runden Ästen zusammen, die sich dichotomisch verzweigen und die an den Enden abgestutzt sind. Der Durchmesser der Zweige beträgt

4 und mehr Millimeter und die Höhe der Stöcke 5 und mehr Zentimeter. Erinnern die Myriozoum-Zoarien ihrer Form nach an Korallen, so wird dieser Eindruck noch durch die rote Färbung erhöht. Die runden, voneinander distant stehenden Aperturen sind auf den Ästen in 2 sich überkreuzenden Spirallinien angeordnet. Die Peristome überragen kaum die Oberfläche des Zoariums. Letztere erscheint granuliert und ist mit zahlreichen feinen Poren bedeckt. In den Achseln der Astgabeln werden meist die Mündungen vermißt. Die Grenzen der Zoide sind äußerlich nicht sichtbar. Diese selbst sind in der Masse der Äste radiär angeordnet. Die spongiöse Beschaffenheit derselben wird durch die sogenannten Porenröhren, welche die Zoide untereinander und diese mit der Oberfläche verbinden, bewirkt. Die Ooecien sind hyperstomiale und haben die Form eines länglichen Rechteckes. Ihre Oberfläche ist großporig. In bezug auf die innere Anatomie ist das Vorhandensein von großen oralen Drüsen in der Halsregion der Tentakel-Krone bemerkenswert. In der Nähe der Mündung befinden sich 2 Avikularien. — Als Unterlage dienen harte Gegenstände, wie Steine und Konchilien-Schalen. Besagte Art bewohnt hauptsächlich Muschelsand- und Nulliporen-Gründe des tieferen Wassers bis etwa 60 Meter. Wo diese Art auftritt, ist sie ziemlich zahlreich. — Verbreitung: Adria, Mittelmeer, Küste Korsikas, Villefranche-sur-mer, Tanger, Casablanca, Tetouan, Nord-Atlantischer Ozean, Franz-Josefs-Land. Die verwandten Arten scheinen arktische Formen zu sein. (Figur 557.)



Figur 557. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Myriozoum truncatum* P. S. Pallas: *Habitusbild.* Die Aperturen der Zoide bilden Reihen in spiraler Anordnung. (*1*) Ooecium; (*2*) das etwas keulenförmig aufgetriebene Ende eines Astes mit glatter Oberfläche; (*3*) Bruchstellen an Ästen, welche die radiäre Stellung der Zoide erkennen lassen. Vergrößerung 2-fach. (Original)

Familie: ***Escharellidae.*** Die flaschen- oder blasenförmigen Zoide sind mosaikartig vereint und bilden Krusten.



Figur 558.



Figur 559.

Figur 558. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Mucronella immersa* J. Fleming: ***a*** *Junge Zoide*, größere Poren am Rande und kleine zu Reihen geordnet konvergieren gegen die Mitte. Deutlicher Mucro am proximalen Rand der Apertur. ***b*** *Zoid mit Ooecium.* ***c*** *Ältere Zoide*, bei welchen Verkalkungen des Aperturfeldes vom Rande gegen die Mitte sich ausbreiten. Vergrößerung 44-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

Figur 559. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Mucronella immersa* J. Fleming: *ein Primär-Zoid.* (Nach Th. Hincks 1880)

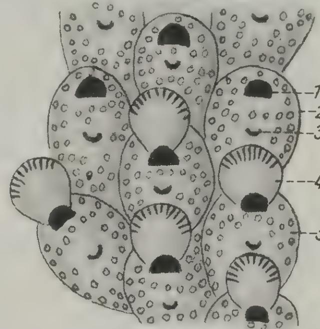
Mucronella immersa J. Fleming (1828). Die Krusten haben einen grauen bis grauweisen Farbton und bestehen aus einem Mosaik von rhombischen Zoiden. Deren frontale Wand ist im Mittelfeld granuliert und von hier aus strahlen in radiärer Anordnung Linien gegen die Peripherie aus. Entlang der Ränder der Zoide sind spaltförmige Poren zu beobachten. Bei älteren Zoiden schreitet von der Peripherie der Frontalwand gegen das Zentrum eine stärkere Verkalkung fort. Die Apertur ist von einem wulstartigen Rand begrenzt, aus dessen distalem Teil 4 bis 6 Dornen entspringen. Der proximale Rand der Mündung springt als ein Mucro vor. *Der Name Mucronella* steht im Zusammenhang

mit dem Besitz eben eines Mucros. — Unterlage und Vorkommen: Diese im Seichtwasser sehr häufige Bryozoe läßt sich auf Laminaria und anderen Algen, auf Steinen, Konchilien-Schalen nieder und erstreckt ihr Vorkommen bis in Tiefen über 300 Meter. — Verbreitung: Grönland, Bahusia, Bergen, Jütland-Bank, Helgoland, Adria, Golf von St. Lawrence (Kanada). (Figur 558, 559).

Schizoporella vulgaris J. Moll (1803). Die ovalen oder rhombischen Zoide haben eine glatte oder feingranulierte Oberfläche. Der Vorderrand der Apertur trägt 3 bis 5 Borsten oder solche fehlen. Am Hinterrande der Mündung ist ein Sinus ausgebildet. Etwas vor der Körpermitte läßt sich jederseits ein kleines Avikular mit einer langen, dünnen, borstenartigen Mandibel feststellen. Die Ooecien sind haubenförmig und glattwandig. — Unterlage und Vorkommen: Steine, Schalen, Algen; Seichtwasser bis zu größeren Tiefen. — Verbreitung: Küsten Großbritanniens, Helgoland, Mittelmeer, Neapel, Madeira. (Figur 560.)



Figur 560.



Figur 561.

Figur 560. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Schizoporella vulgaris* J. P. C. Moll: *Frontalansicht.* (*1*) Ooecium; (*2*) kleine adventive Avikularien mit borstenförmiger Mandibel; Apertur mit Sinus. Vergrößerung 34-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

Figur 561. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Cheilostomata). — *Microporella malusii* J. V. Audouin: *Frontalansicht.* Borsten des Aperturfeldes mangeln in diesem Falle. (*1*) Apertur; (*2*) steriles Zoid; (*3*) Ascoporus, außerdem Poren in dem verkalkten Aperturfeld; (*4*) Ooecium; (*5*) fertiles Zoid. Vergrößerung 28-fach. (Nach G. M. R. Levinsen 1894)

Microporella (*Fenestrulina*) *malusii* J. V. Audouin (1828). Die Krusten zeigen einen silberartigen Glanz und lassen die Anordnung der rhombischen oder ovalen Zoiden in radiären Reihen erkennen. Die Oberfläche des Aperturfeldes ist an und für sich glatt, aber mit sternförmigen Poren bedeckt. An dem distalen Rand der Apertur können 3 bis 5 Borsten vorliegen. Die von den Mündungswinkeln entspringenden Borsten sind manchmal gegabelt. Diese Bildungen werden schon im Leben leicht abgescheuert. In der Körpermitte liegt der Ascoporus. Die blasenförmigen Ooecien sind an ihrem distalen Rand durch kurze Kalkleisten ausgezeichnet. — Unterlage und Vorkommen: Algen, Schalen, Steine; Gezeiten-Zone bis in Tiefen von über 100 Meter. — Verbreitung: Grönland, Gullmaren, Bahusia, Bergen, Finnland, Küste Großbritanniens, Mittelmeer, Südwest-Küste Frankreichs, Adria, Schwarzes Meer, Süd-Patagonien, Feuerland, Valparaiso, Neuseeland. (Figur 561.)

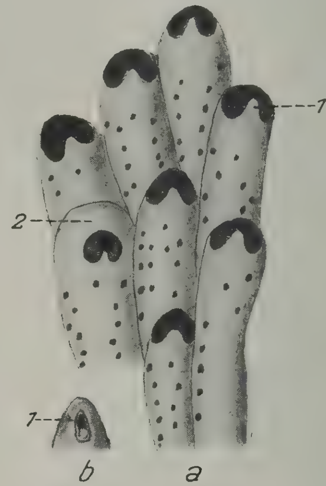
Familie: ***Smittinidae.*** Die Zoarien haben entweder die Form von Krusten oder sie wachsen aufrecht.

Palmicellaria skenei J. Ellis & D. Solander (1786). Die im Leben gelbrot gefärbten Kolonien erheben sich als lappenförmige Zweige von einer krustenförmigen Basis. Die Zoide sind in 2 Lagen so angeordnet, daß sie mit ihren basalen Flächen verwachsen sind. Die Zoarien werden $1^1/_2$ bis 3 cm hoch. An den zylindrischen Zoiden sind Reihen von Poren entlang der Seitenkanten bemerkenswert. Ein Mucro trägt in der Nähe der Spitze ein kleines Avikular. Die kleinen Ooecien sind wenig auffällig. — Unterlage und Vorkommen: Algen, Hydroiden-Stöcke, Steine, Schalen; tieferes Wasser von 30 bis 200 Meter. — Verbreitung: Grönland, Karisches Meer, St. Georgs-Bänke, Norwegen, Nordsee, Finnland, Skagerrak, Kattegat, Jütland-Bank, deutsche Bucht, Roscoff, Küsten Großbritanniens. (Figur 562 bis 564.)

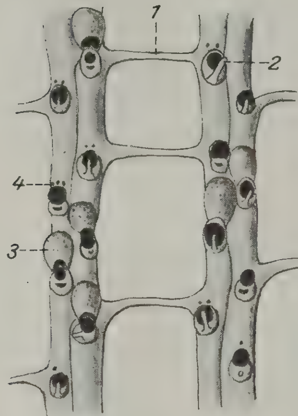
Porella concinna G. Busk (1854). Die Zoarien bilden unregelmäßig geformte Krusten von hellrötlicher Farbe. Die Zoide haben in Frontalansicht eine 6-eckige Umrißlinie oder sie erscheinen oval. In der Jugend sind entlang der Begrenzungslinien Poren in einer Reihe angeordnet, die aber im Alter obliterieren. Bei jungen Individuen bildet



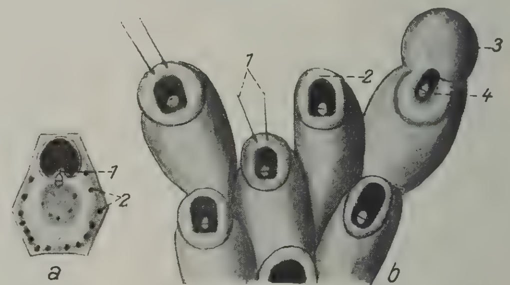
Figur 562.



Figur 563.



Figur 564.



Figur 565.

Figur 562. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Palmicellaria skenei* J. Ellis & D. Solander: *Habitusbild.* Natürliche Größe. (Nach Th. Hincks 1880)

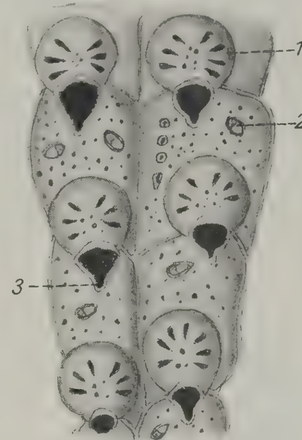
Figur 563. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Palmicellaria skenei* J. Ellis & D. Solander: ***a*** (*1*) Mucro an der sekundären Apertur; (*2*) Ooecium. ***b*** Innenseite des Mucro mit einem kleinen Avikular. Vergrößerung 19-fach. (Nach G. M. R. Levinsen 1894)

Figur 564. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Palmicellaria paralellata* A. W. Waters: *zur Ergänzung zu Palmicellaria skenei* J. Ellis & D. Solander, bemerkenswert durch die Fensterung des Zoariums. (*1*) Trabekel zwischen den Zoid-Reihen wie Sprossen einer Leiter; (*2*) langer Mucro; (*3*) Ooecium; (*4*) Poren. Vergrößerung 12-fach. (Nach A. W. Waters 1894)

Figur 565. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Porella concinna* G. Busk: ***a*** *Junger Zoid.* (*1*) Apertur mit Dentikel, an dessen Basis ein Avikular sitzt; (*2*) Poren am Rande, die mit zunehmendem Alter verwachsen. ***b*** *Alte Zoide.* (*1*) Borsten; (*2*) sekundäre Apertur; (*3*) Ooecium; (*4*) Avikular, das durch die Bildung der sekundären Apertur in diese hineinverlagert wird. Vergrößerung 33-fach. (Nach F. Borg 1930 und Th. Hincks 1880)

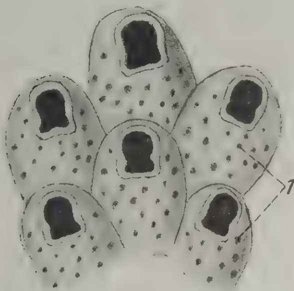
der Hinterrand der Apertur einen Dentikel, an dessen Basis ein kleines Avikular liegt. In der Folge verdickt sich die Mundumrahmung erheblich und es kommt zur Bildung einer sekundären Mündung. Dabei wird das Avikular in die Apertur selbst verlagert. Am distalen Rand können 2 Marginalborsten vorhanden sein. Die Ooecien sind kugelig. — Unterlage und Vorkommen: Auf harter Unterlage, wie Schalen, Steine des Seichtwassers bis über 100 Meter. — Verbreitung: Grönland, Spitzbergen, Norwegen, Küsten Großbritanniens, deutsche Bucht, Skagerrak, Kattegat, Großer Belt, Oeresund, Adria. (Figur 565 ***a***, ***b***.)

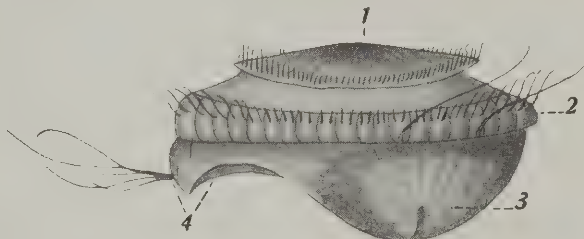
Smittia linearis A. H. Hassall (1841). Diese Art bildet ausgedehnte rosafarbige Krusten. Die Zoide haben Kästchenform und eine abgeflachte Frontalwand, die von Poren durchsetzt ist. Am Vorderrand der Apertur können 2 bis 4 Borsten vorhanden sein, die jedoch leicht verlorengehen und am Hinterrand ist ein Sinus ausgebildet. Die Ooecien sind rund und etwas abgeplattet und weisen schlitzförmige Poren auf. Kleine Avikularien sind entweder zu 1 Paar proximal von der Mündung zu finden oder einzelne sind unregelmäßig über das Zoarium zerstreut. — Unterlage und Vorkommen: An der Unterseite von Steinen, Ascidien, seltener Algen; Seichtwasser bis zu Tiefen von über 300 Metern. — Verbreitung: Süd-Labrador, Norwegen, Küsten von Großbritannien, Nordsee, Helgoland, Skagerrak, Kattegat, Oeresund, Südwest-Küste von Frankreich, Mittelmeer, Algier, Adria. (Figur 566.)



Figur 566. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Smittia linearis* A. H. Hassall. (*1*) Ooecium mit schlitzförmigen Poren; (*2*) adventives Avikular; (*3*) Sinus. Vergrößerung 55-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

Lepralia (*Smittina*) *pallisiana* J. Moll (1803). Die Kolonien bilden ausgebreitete Krusten, die aus ovalen oder rhombischen Zoiden zusammengesetzt sind. Diese besitzen eine nicht granulierte Frontalwand, in die sich zahlreiche, je nach dem Alter und der Varietät verschieden tiefe Poren einsenken, zwischen welchen die Leibeswand als Leisten hervortreten kann. Charakteristisch ist das unbewehrte, wulstige Peristom durch seine Größe und Form; Ooecien scheinen nicht beobachtet worden zu sein. Ein Avikular kann unmittelbar hinter dem proximalen Rand der Apertur vorkommen. Die Tentakel-Krone setzt sich aus 16 dünnen Tentakeln zusammen. — Unterlage und Vorkommen: Konchilien-Schalen, Hydroiden-Stöcke, Algen und hauptsächlich Steine in der Gezeiten-Zone und im seichten Küsten-Wasser. Diese meist recht häufige Art dringt selten in tieferes Wasser vor. — Verbreitung: Bahusia und Süd-Norwegen, Küsten Großbritanniens, Rhode Island, Jersey, Nordsee, deutsche Bucht, Skagerrak und Kattegat, Roscoff, Südwest-Küste Frankreichs, Adria. (Figur 567, **a b**.)





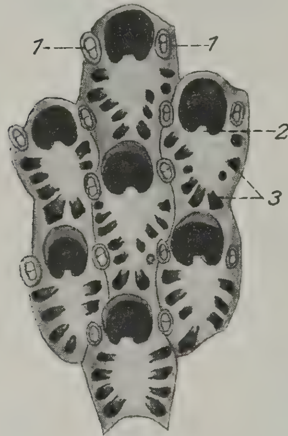
Figur 567. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — ***a*** *Lepralia pallasiana* J. P. C. Moll: *sterile Zoide*. Apertur sehr groß, unbewehrt. (*1*) Poren. Vergrößerung 35-fach. (Nach Th. Hincks 1880). — ***b*** *Larve*. (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Corona; (*3*) Saugnapf; (*4*) birnförmiges Organ. Vergrößerung 159-fach. (Nach A. Barrois)

Discopora arctica M. Sars (1851). Die Zoarien überziehen entweder die Unterlage als Krusten oder sie wachsen von einer inkrustierenden Basis als blatt- oder fächerförmige Stöcke mit gewellten Rändern in den Wasserraum. Wuchshöhe bis etwa 37 Millimeter. Die Zoiden sind in Reihen angeordnet und haben eine ovale Gestalt; ihre Frontalseite ist leicht gewölbt. Vom Rande der Zoide streichen radiär angeordnete Rippen gegen die Mitte der Frontalfläche. In die große, fast kreisrunde Apertur ragt von ihrem proximalen Rand ein breiter Dentikel hinein. Beiderseits der Mündung sind ovale Avikularien vorhanden. Über Ooecien liegen keine Angaben vor. — Unterlage und Vorkommen: Hydroidpolypen-Stöcke, Ascidien, Wohnröhren von Anneliden, Konchilien-

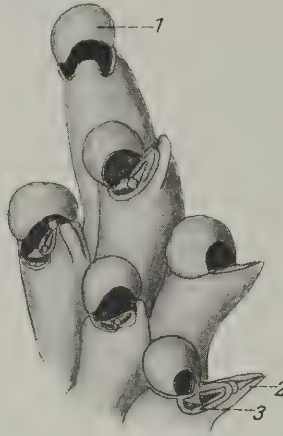
Schalen; mäßig tiefes Wasser bis zu 200 Meter Tiefe. — Verbreitung: Nowaja Semlja, Spitzbergen, Grönland, Finnmark, Jütland, große Fischerbank, Skagerrak, Küsten Northumberlands, Scarborough, Doggerbank. (Figur 568.)

Familie: ***Celleporidae.*** Die Zoiden haben verkalkte Wände, eine ovoide Form und terminale Aperturen. Der Wuchs ist entweder strauchartig von der Unterlage erhoben oder krustenförmig.

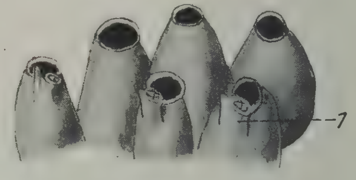
Cellepora ramulosa C. v. Linné (1767). Die Zoarien sind fleischrot gefärbt, werden 2 bis 7 Zentimeter hoch und setzen sich aus dickeren und dichotomisch geteilten und gelappten zylindrischen Zweigen zusammen. Die Zoide sind zylindrisch bis oval und stehen aufrecht nebeneinander. Die Oberfläche der Leibeswand ist glatt. Die Apertur begrenzt ein unbewehrtes, schmales Peristom, an dessen proximaler Seite trägt ein in eine Spitze auslaufendes Rostrum ein Avikular, außerdem kommen größere, zungenförmige Avikularien in geringer Anzahl zerstreut zwischen den Autozoiden vor. Die Ooecien sind kugelig und glattwandig. — Unterlage und Vorkommen: Sertularien-Stöcke, Konchilien-Schalen, Anneliden-Röhren, Steine; tieferes Wasser bis etwa 300 Meter. — Verbreitung: Norwegen, Nordkap, Bohuslän, Finnland, Küsten Großbritanniens, Roscoff, Madeira. (Figur 569.)



Figur 568.



Figur 569.



Figur 570.

Figur 568. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Discopora arctica* M. Sars. (*1*) adventives Avikular; (*2*) Dentikel; (*3*) Poren. Vergrößerung 25-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

Figur 569. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Cellopora ramulosa* C. von Linné: (*1*) Ooecium; (*2*) Rostrum; (*3*) adventives Avikular, es kommen auch vikariierende vor. Die Apertur ist eine sekundäre. Vergrößerung 43-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

Figur 570. Vermes oligomera: Bryozoa (Cheilostomata). — *Cellepora pumicosa* P. S. Pallas: (*1*) Rostrum mit einem Avikular. Die Apertur ist eine sekundäre. Vergrößerung 25-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

Cellopora pumicosa P. S. Pallas (1766). Die im Leben hellroten Zoarien umgeben Algenstengel wulstartig, wobei die Zoiden aufrecht stehen, so daß die terminalen Aperturen an der Oberfläche nebeneinander angeordnet sind. Auch bei dieser Art trägt ein Rostrum unmittelbar hinter der Mündung ein kleines Avikular. Die kleinen kugeligen Ooecien haben glatte Wände oder sie besitzen nur wenige zerstreute Poren. — Unterlage und Vorkommen: Algen, Hydroiden-Stöcke, Steine, Konchilien-Schalen; seichtes und auch tieferes Wasser bis etwa 100 Meter. — Verbreitung: Norwegen, Bergen, Hougesund, Finnland, Nordsee, große Fischerbank, Jütland-Bank, Roscoff, Mittelmeer, Adria, Golf von St. Lawrence (Kanada), Kalifornien, Neuseeland, Bass's Straits. (Figur 570.)

3. Unterordnung: Ctenostomata

Die Zoiden sind fast durchgängig röhrenförmig, niemals verkalkt und besitzen eine endständige Mündung. Der Verschluß geschieht durch ein Kollare. Avikularien und Vibrakularien werden in dieser Gruppe nicht entwickelt. Kenozoide sind vorhanden. Auf die Beziehungen zwischen Ctenostomata und Cheilostomata wurde bereits hingewiesen. Die erstgenannten werden als vereinfachte Cheilostomata aufgefaßt. Beide Unterordnungen stellen zusammen

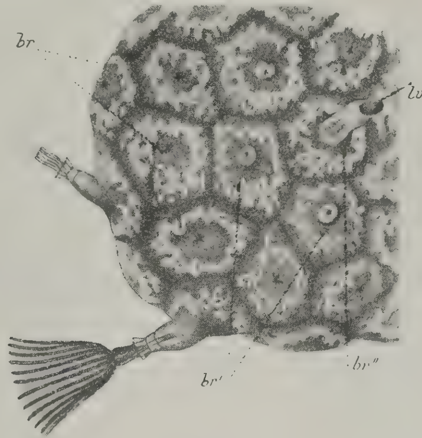
somit eine Entwickelungs-Reihe dar. Da das durchaus nur chitinige Außenskelett nach dem Absterben der Kolonie bald aufgelöst wird, sind Ctenostomata als Fossilien bis jetzt nicht gefunden worden.

1. Division: CARNOSA (HALCYONELLEA).

Familie: ***Alcyonidiidae.*** Die Zoarien sind aufrecht stehend, keulenförmig oder unregelmäßig gelappt. Die Individuen erscheinen in eine gelatinöse Masse dicht nebeneinander eingebettet. Die Apertur wird nicht durch äußere Lippen geschlossen.



Figur 571.



Figur 572.



Figur 573.

Figur 571. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Alcyonidium gelatinosum* C. von Linné: *Habitusbild.* $^2/_3$ natürlicher Größe. (Nach Th. Hincks 1880)

Figur 572. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Alcyonidium variegatum* H. Prouho: *ein Zoid hat die Tentakel-Krone entfaltet.* (*br*) bedeutet den invaginierten Zustand; (*lv*) eine Larve wird geboren. Vergrößerung 21-fach. (Nach H. Prouho 1892)

Figur 573. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Flustrella hispida* O. Fabricius: *ältere Zoiden mit Chitin-Borsten.* (*1*) Unterlippe, die ähnlich dem Operculum der Cheilostomata funktioniert; (*2*) Rand der Mündung. Die Larve ist durch den Besitz einer 2-klappigen Schale ausgezeichnet (Figur 398). Vergrößerung 26-fach. (Nach Th. Hincks 1880)

Alcyonidium gelatinosum C. v. Linné (1767). Die Zoarien wachsen aufrecht als unregelmäßig geformte graue oder braungelbe oder grünliche Körper, die die für Bryozoen beträchtliche Größe von mehr als 10 Zentimetern erreichen können. Die Zoide sind in einer gelatinösen Masse eng aneinander gepackt und ihre Mündungen werden durch Papillen gekennzeichnet. Die Tentakel-Krone besteht aus 15 bis 17 sehr dünnen und biegsamen Tentakeln. — Als Unterlage dienen harte Gegenstände wie Felsen, Steine, Muschel-Schalen im Wasser der unteren Ebbegrenze bis zu 100 Meter Tiefe. — Verbreitung: Nowaja Semlja, Karische See, Grönland, Spitzbergen, Küsten Großbritanniens, Ostsee, Nordsee, Helgoland, Skagerrak, Kattegat, Oeresund, Großer und Kleiner Belt, Ostende. (Figur 571, 572.)

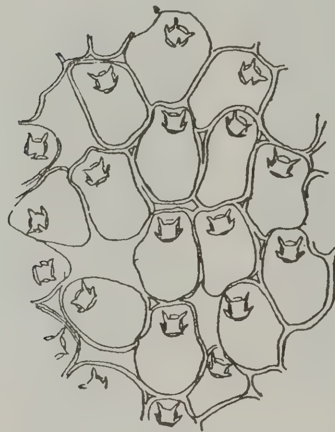
Familie: ***Flustrellidae.*** Die Zoiden sind in eine gelatinöse Schicht eingebettet. Die Apertur ist 2-lippig.

Flustrella hispida O. Fabricius (1780). Die Kolonien haben die Beschaffenheit von dicken, rotbraunen Krusten von 5 und mehr Zentimeter Durchmesser und sind rauhhaarig durch hornige Borsten. Die halbmondförmige Mündung wird durch die vergrößerte proximale Lippe geschlossen. Eine wechselnde Anzahl von Borsten umgibt die Apertur, manchmal auch die Seiten der Zoide. Die Zahl der Tentakel beträgt

30 bis 35. — Unterlage und Vorkommen: Verschiedene Fucus-Arten innerhalb des Gezeiten-Gürtels. — Verbreitung: Grönland, Bahusia, Finnmark, Nordsee, Helgoland, Skagerrak, Kattegat, Oeresund, Großer und Kleiner Belt, südwestlicher Teil der Ostsee, Roscoff, Südwest-Küste Frankreichs. (Figur 573.)

Familie: ***Hislopiidae.***

Hislopia lacustris H. S. Carter (1858). Die Zoarien überziehen als Krusten das Substrat. Die Zoide zeigen ovale Umrißlinien, sind abgeplattet. Nach einer Darstellung von J. Jullien (1886) ordnen sie sich mosaikartig aber ungeregelt an, indem sie mit den Seitenflächen aneinander stoßen. Nach einer Abbildung von N. Annandale (1916, Tafel 2, Figur 1a) bilden die Zoide aber dicht beisammenliegende Reihen, die durch Knospen Seitenreihen erzeugen. Das Außenskelett ist chitinig und unverkalkt. Die subterminal gelegene, 4-eckige Mündung wird durch einen Chitinring, an dessen Winkeln 4 Stacheln oder Spitzen sich erheben, gestützt. Der einzelne Zoid steht mit seinen Nachbarn an etwa 2 oder 4 Stellen durch funikuläre Gewebe in Verbindung. Die Zahl der Tentakel beträgt 16. Ein Kaumagen mit chitiniger Auskleidung ist vorhanden. — Unterlage und Vorkommen: Auf Paludina bengalensis oder auf Stengeln von Wasserpflanzen in Süßwasser-Sümpfen. — Verbreitung: Nagpoor (Zentralindien), Jalor oder Yala (Siam). (Figur 574, 575.)



Figur 574. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Hislopia lacustris* J. Carter: *Stück eines Zoariums.* Im Gebiete der Mündung ist der Chitin-Ring mit 4 Stacheln sichtbar. (Nach J. Jullien 1889)



Figur 575. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Hislopia lacustris* J. Carter: *die Organisation eines Zoids.* Vergrößerung 60-fach. (Nach J. Jullien 1880)

N. Annandale (1916, Seite 33ff.) führt außerdem folgende Arten auf: *Hislopia placoides* Korotneff aus dem Baikal-See, *Hislopia moniliformis* aus Teichen von Kalkutta, *Hislopia malayensis* aus einem See in der Provinz Patain in Siam, *Hislopia cambodgiensis* [identisch mit *Norodonia cambodgiensis* und *Norodonia sinensis* J. Jullien (1880)] auf Muschel-Schalen aus Mekong River in Siam und Cambodia, aus dem Gebiet von Canton und der Provinz Ngam-Honi (China), aus dem See Tai-Hu in der Kiangsu-Provinz (China).

Die Angaben über die Anatomie von *Hislopia* J. Jullien (J. Jullien 1889 Seite 183 und folgende) sind für die Beurteilung ihrer systematischen Zugehörigkeit unzureichend. Infolgedessen ist ihre Einreihung an dieser Stelle eine provisorische.

Division: STOLONIFERA. Für diese Gruppe ist der Besitz von einem kriechenden oder sich von der Unterlage abhebenden Stolo charakteristisch, aus dem die Zoiden in verschiedener Anordnung aus Knospen entstehen. Der Stolo erscheint in Internodien geteilt.

Familie: ***Vesiculariidae.***

Bowerbankia pustulosa J. Ellis & D. Solander (1786). Der Stolo wächst baumförmig verzweigt frei in den Wasserraum. Die ovoiden Zoide sind in Abständen immer zu Gruppen vereint und lassen in jungen Stadien die spirale Anordnung am Stolo erkennen. Die Farbe der Stöcke ist hornfarben; sie werden bis 80 Millimeter hoch. 8 Tentakel bilden die Tentakel-Krone. Die Durchsichtigkeit der Tiere ermöglicht auch ihre innere Organisation im Leben zu untersuchen. — Unterlage und Vorkommen: Fucus und andere Algen der Seichtwasser-Zone. — Verbreitung: Küsten Großbritanniens, Helgoland (auf Halidrys). (Figur 576 bis 578.)

Familie: ***Buskiidae.***

Buskia nitens J. Alder (1856). Der Habitus der Zoarien ist einerseits durch den auf der Unterlage kriechenden und netzartig verzweigten Stolo und anderseits durch die bizarr geformten, flaschenförmigen Zoide bestimmt, die einzeln und in Abständen dem Stolo aufsitzen. Das Außenskelett ist hornig. In der Tentakel-Krone sind nur 8 Tentakel zu zählen. — Unterlage und Vorkommen: Die Ansiedlung erfolgt auf Kolonien von Hydroiden und Bryozoen des seichten Wassers bis zu Tiefen von 200 Metern. — Verbreitung: Davis-Straße, Weißes Meer, Küsten Großbritanniens, Nordsee, Beltmeer. (Figur 579.)

Cryptozoon wilsoni A. Dendy. Diese Bryozoen-Gattung führt im Sandgrund vermutlich eine ähnliche Lebensweise wie *Monobryozoon* A. Remane. Die Form der Kolonie wird



Figur 576. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Bowerbankia pustulosa* J. Ellis & D. Solander: *Habitusbild.* Natürliche Größe. (Nach Th. Hincks 1880)

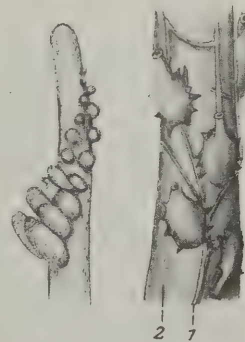


Figur 577.

Figur 577. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — ***a*** *Bowerbankia pustulosa* J. Ellis & D. Solander: *zeigt die charakteristische Gruppierung der Zoide und ihre Form.* (Nach Th. Hincks 1880). — ***b*** *Larve,* links im Profil, rechts Oralseite. (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Corona; (*3*) birnförmiges Organ; (*4*) hellgelbe Pigmentstreifen; (*5*) Saugnapf. (Nach L. Calvet 1890)

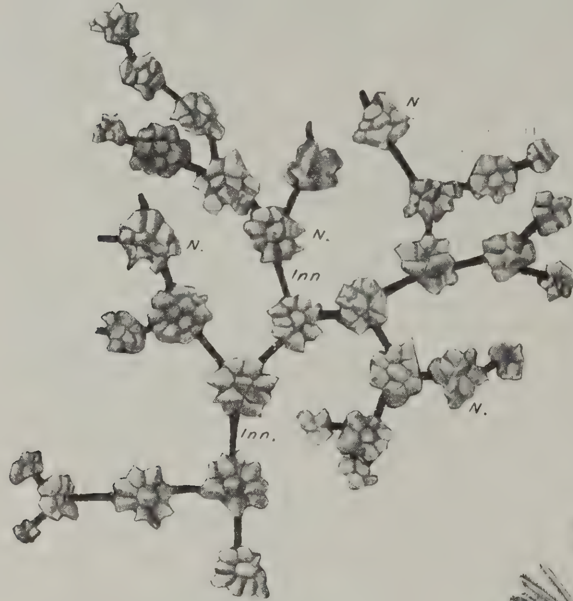
Figur 578. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Bowerbankia pustulosa* J. Ellis & D. Solander: *Endabschnitt eines Zweiges mit Knospen und jungen Zoiden in spiraler Anordnung.* (Nach Th. Hincks 1880)

Figur 579. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Buskia nitens* J. Alder: *Zoiden in ihrer eigentümlichen, für das Anschmiegen an die Unterlage geschaffenen Form.* (*1*) Stolo; (*2*) Substrat. (Nach Th. Hincks 1880)



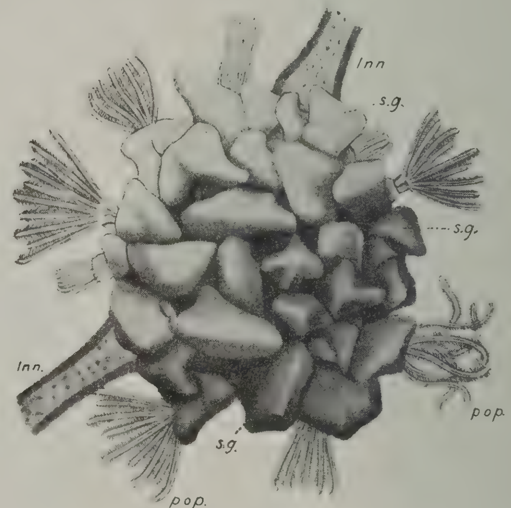
Figur 578. Figur 579.

durch einen mehrfach dichotomisch verzweigten Stolo bestimmt. In jeder seiner Gabelungsstellen entsteht durch Knospung eine Gruppe von Zoiden. Das Eigentümliche für diese Bryozoen-Form ist, daß sich die Zoide mit Sandkörnchen verkleben und dadurch maskieren und schützen. Durch die Gruppen von Zoiden und durch die anhaftenden Sandkörnchen werden knotenartige Verdickungen von ungefähr 1 Millimeter Durchmesser bewirkt, die untereinander durch Internodien als Stolo verbunden erscheinen. *Cryptozoon* veranschaulicht mit der Bildung von Wohnröhren aus Sandkörnchen gewissermaßen einen Phoronis-Zustand. Die Tentakel-Krone setzt sich



Figur 580.

Figur 580. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Cryptozoon wilsonii* A. Dendy: *Habitusbild.* (*Inn*) Internodium; (*N*) Knoten. Vergrößerung 10-fach. (Nach A. Dendy 1889)



Figur 581.

Figur 581. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Cryptozoon wilsonii* A. Dendy: *eine Gruppe von Zoiden.* (*Inn*) Internodium; (*sg*) Sand-Körner; (*pop*) Tentakel-Krone. Vergrößerung 4-fach. (Nach A. Dendy 1889)

aus 10 oder 12 Tentakeln zusammen. Ihre Länge beträgt 0,2 Millimeter. Außer einem Kropf ist am Vorderdarm auch ein Muskelmagen mit 2 hornigen Reibplatten vorhanden. Ansehnlich groß ist in vorliegendem Fall die Pylorus-Partie des Magens. — Über die Tiefen des Vorkommens fehlen Angaben. Als Fischereigerät diente ein Schleppnetz. — Verbreitung: Port Phillip Heads bei Melbourne (Australien). (Figur 580, 581.)

Cryptozoon concretum A. Dendy. In derselben Örtlichkeit wurde diese 2te Art aufgefunden. Die Zoide sind etwas größer und infolgedessen haben die von Sand überzogenen Zoid-Gruppen einen Durchmesser von über 2 Millimeter. Die Zahl der Tentakel beträgt 14. (Figur 582.)

Die Gattung *Cryptozoon* A. Dendy steht der Gattung *Bowerbankia* am nächsten.

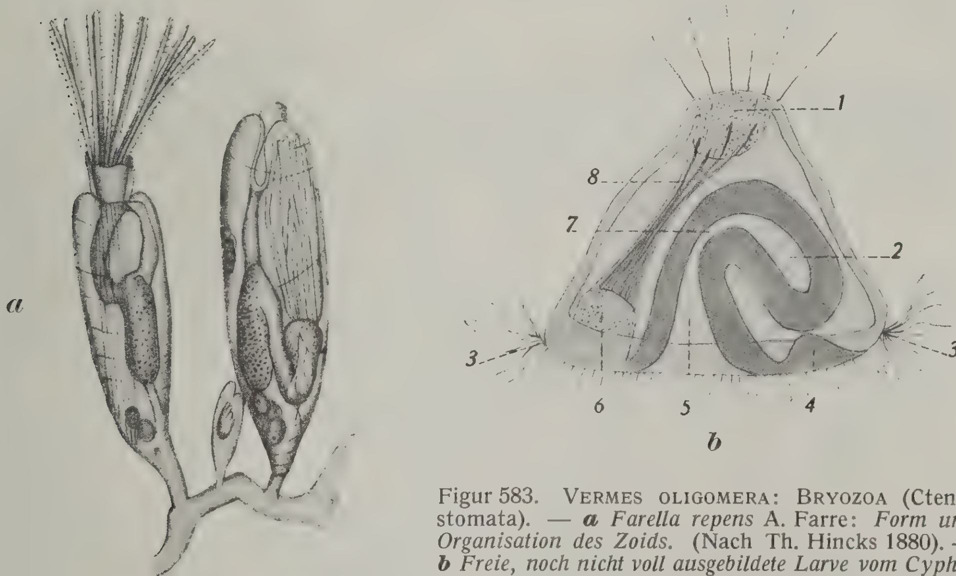
Familie: ***Valkeriidae.***

Farella repens Farre (1837). Der Stolo, der Seitenzweige abgeben kann, kriecht auf der Unterlage. Durch Scheidewände ist er in Internodien geteilt, von welchen aus seitlich und von der Oberseite die Zoide ausknospen. Letztere sind lang-oval und ver-

schmächtigen sich zu einem kurzen Stiel. Die Leibeswand ist recht durchsichtig. Die Zahl der Tentakel beträgt durchschnittlich 12. Die zarten Zoide werden 0,6 bis 1,8 Millimeter hoch. — Unterlage und Vorkommen: Auf Hydroiden-Stöcken, Krabben, Konchilien-Schalen, Algen im Küstenwasser. — Verbreitung: Kaspisches Meer, Insel Sheppey,



Figur 582. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Cryptozoon concretum* A. Dendy: *Habitusbild*. Dieselben Bezeichnungen wie Figur 580. (Nach A. Dendy 1889)



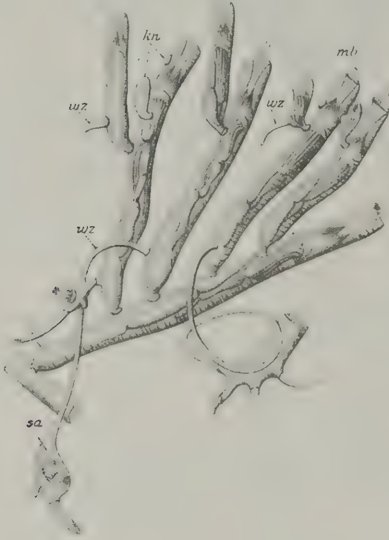
Figur 583. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — ***a*** *Farella repens* A. Farre: *Form und Organisation des Zoids*. (Nach Th. Hincks 1880). — ***b*** *Freie, noch nicht voll ausgebildete Larve vom Cyphonautes-Typus*. (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Mesodaeum; (*3*) Corona; (*4*) Anlage des Proctodaeum; (*5*) Stomodaeum; (*6*) Anlage des birnförmigen Organs; (*7*) Schlund-Pforte; (*8*) Muskel- und Nerven-Strang zwischen Scheitel-Organ und birnförmigem Organ. Vergrößerung 800-fach. (Nach H. Prouho 1892)

Strangford Lough, Lytham (Großbritannien), Nordsee, ostfriesische Inseln, Dittmarsche Bucht, Wattenmeer vor Büsum, Skagerrak, Kattegat. (Figur 583 ***a***, ***b***.)

Familie: ***Victorellidae*** S. Kent (1870).

Victorella pavida S. Kent (1870). Die Zoarien setzen sich zusammen aus einem auf der Unterlage kriechenden und verzweigten Stolo, an dem aufrechtstehende Zoide knospen. Diese können seitlich am Körper durch Knospung Tochter- und Enkel-

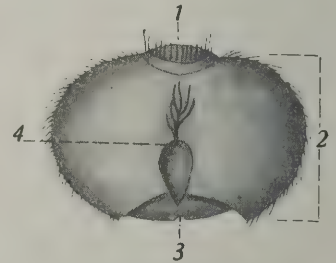
Zoide erzeugen, aber auch Stolonenschläuche hervorsprossen lassen. Eine in voller Vitalität befindliche *Victorella-Kolonie* kann ihrer Form nach im Hinblick auf die zahlreichen und dichtstehenden Zoide als rasenförmig bezeichnet werden. Die Zoide sind zylindrisch, schlank und durchsichtig. Aus der 4-eckigen Mündung kann das Collare herausragen. Die Tentakel-Krone besteht aus 8 Tentakel, von welchen im expandierten Zustand 2 nach außen gebogen sind. Im Winter ziehen die Kolonien ein und erzeugen Winterknospen. — Unterlage und Vorkommen: Die Ansiedlung geschieht vorwiegend auf Holz, aber auch auf Steinen in brackischem Wasser (Salzgehalt $1^0/_0$) in $1^1/_2$ bis 2 Meter Wassertiefe. — Verbreitung: Viktoria-Dock in London, Ryckfluß bei Greifswald, Frisches Haff, Rostocker Hafen und Werft, Dhappa bei Kalkutta, Port Caning in Lower Bengal. (Figur 584.)



Figur 584.



Figur 585 *a*.



Figur 585 *b*.

Figur 584. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Victorella pavida* S. Kent: *Knospung am Stolo und Zoiden.* (*Kn*) Knospe; (*mb*) Colare; (*sa*) Anschwellung des Stolos; (*wz*) Wurzelfäden. Vergrößerung 28-fach. (Nach K. Kraepelin 1887)

Figur 585. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — ***a*** *Valkeria uva* C. von Linné: *Habitusbild.* Natürliche Größe. (Nach G. M. R. Levinsen 1894). — ***b*** *Larve.* Vergrößerung 160-fach. (Nach A. Barrois 1877)

Außer der eben genannten *Victorella pavida* sind *noch einige andere Arten* beschrieben worden, deren geographische Verbreitung Interesse verdient. Es sind folgende:

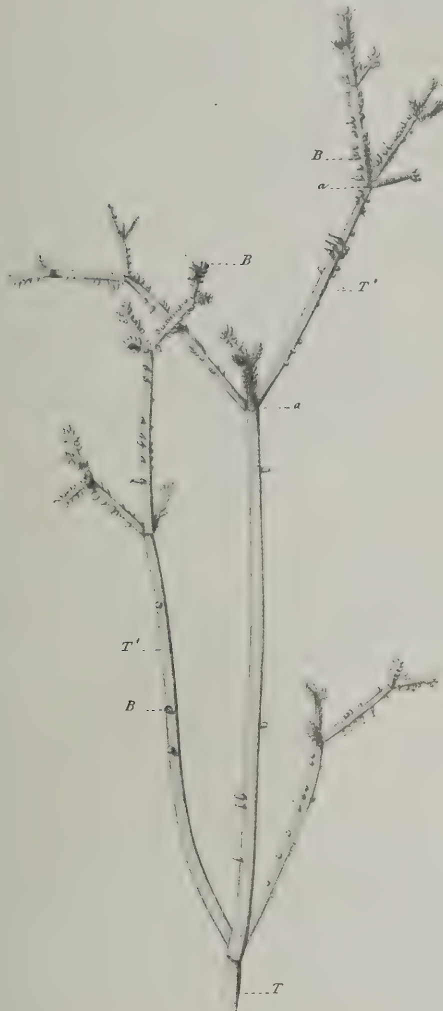
Victorella symbiotica Ch. F. Rousselet (1907) Tanganjika-See (Afrika), *Victorella bengalensis* N. Annandale (1908) Talé Sap (Siam), *Victorella continentalis* F. Braem (1911) See Issyk-Kul (Turkestan) und See Birket el Karum (Unterägypten), *Victorella bengalensis* S. F. Harmer (1915) Kambaragi Bay der Insel Tanah Djampeah (Indischer Ozean).

Auf Grund dieser Aufzählung handelt es sich also um 3 Vertreter des Genus *Victorella* aus Süß- und Brackwasser-Gebieten und die 4te Form aus dem Meere.

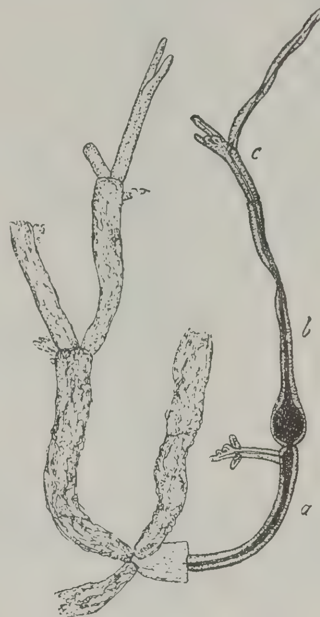
Valkeria uva C. v. Linné (1767). Der Stolo ist kriechend oder er wächst samt seinen Verzweigungen in den Wasserraum. Infolge der Zartheit der Zweige, die 5 bis 10 Zentimeter lang werden können, wird dann das ganze Zoarium hängend. Auf Grund der verschiedenen Wachstumsform, die aber beim selben Objekt Übergänge zeigen kann, wurden früher mehrere Arten aufgestellt. Die Zoide sind von ovaler Gestalt; sie sitzen zu Gruppen vereint an den Internodien des Stolos. Die Durchsichtigkeit der Leibeswand ermöglicht am lebenden Objekt einen Einblick in die innere Organisation. Die Tentakel-Krone weist 8 Tentakel auf; 2 dieser sind bei entfalteter Tentakel-Krone nach außen gekrümmt. — Unterlage- und Vorkommen: Auf Fucus und Algen, Sertularia, Muschel-Schalen im Gebiet der Ebbe-Zone und dem anschließenden Seichtwasser; in tieferem Wasser ist die Form selten. Diese Art dringt auch in Brackwasser-Gebiete ein. — Verbreitung: Bahusia, Baltik, Nordsee, deutsche Bucht, Helgoland, Skagerrak, Kategatt, Belte, Küste von Großbritannien, Guernsey, Jersey, Roscoff. (Figur 585.)

Zoobotryon pellucidum Chr. G. Ehrenberg (1829). Diese Ctenostomen-Form ist nach ihrer äußeren Erscheinung, ihrer Größe, ihrem Bau und ihrer Physiologie sehr bemerkenswert. Die Zoarien setzen sich aus einem kurzen Stamm und aus den durch

wiederholte dicho- und trichotomische Teilungen hervorgehenden Ästen zusammen. *Zoobotryon-Kolonien* in freier Natur beobachtet, imponieren durch ihre Länge — sie werden schätzungsweise bis $^3/_4$ Meter hoch — bei einem ansehnlichen Umfang. Es ist dies — wenigstens in den europäischen Meeren — die größte Bryozoen-Form. An den Endzweigen knospen 2-zeilig und eng beieinander stehend die Zoide. Durch das Längenwachstum der Zweige werden die Individuen in der Folge distant voneinander und sind dann in Doppelreihen an der dem Zentrum der Kolonie zugewandten Seite angeordnet.



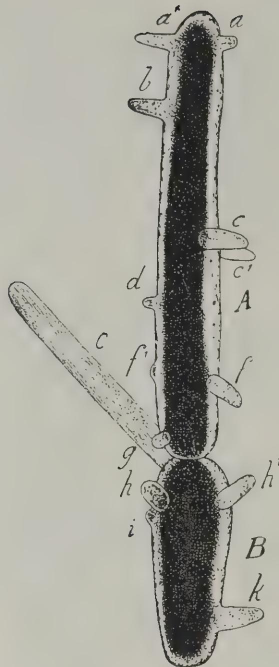
Figur 586.



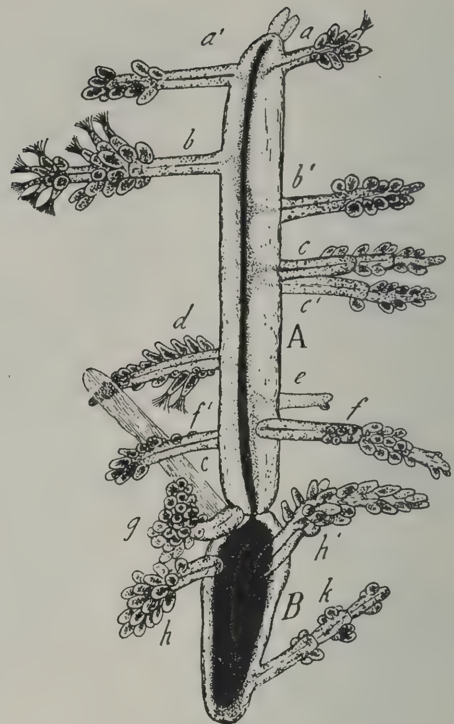
Figur 587. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *Winter-Zweig*, zum Teil degeneriert, zum Teil in Winterruhe. Vergrößerung 17-fach. (Nach G. Zirpolo 1922)

Figur 586. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *Habitusbild*. Vergrößerung 3-fach. Siehe Figuren 272 und 345. (Nach K. B. Reichert 1870)

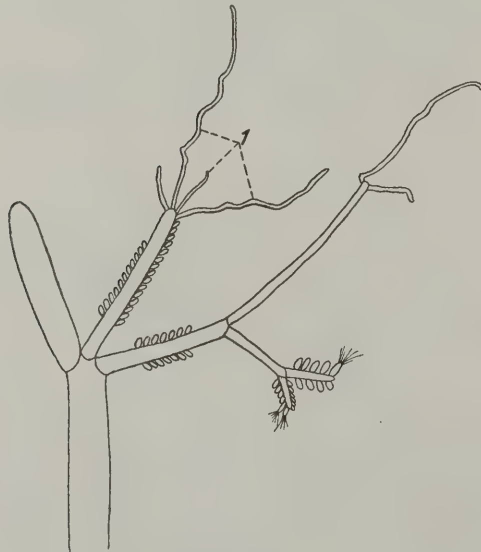
An den älteren Ästen degenerieren die Zoide. Der Stamm und die Äste haben die Form von Röhrenstücken mit sehr durchsichtigen Wänden und einer elastischen, nicht verkalkenden Kutikularschicht. Daß eine so beschaffene Kolonie ihre Form behält, dabei doch flexibel bleibt, wird in diesem Falle durch die chemisch-physikalische Beschaffenheit der Leibeshöhlen-Flüssigkeit und der Leibeswand bewirkt. Bringt man Zweige in Süßwasser, so explodieren sie förmlich. Das sind nur Andeutungen um zu zeigen, ein wie interessantes und günstiges Objekt *Zoobotryon* für die Forschung ist. Der Lebenszyklus während eines Jahres läuft wie folgt ab. Im Herbste zerfällt die Kolonie in einzelne Stücke, die den Winter über am Boden ruhend liegen bleiben. Im Frühjahr wachsen Seitenzweige aus ihnen heraus und erzeugen durch Knospen Zoide. Auf diese Weise entstehen die Frühjahrskolonien. Losgelöste Zweige derselben, welche fingerförmige Schläuche zur späteren Verankerung austreiben, sorgen für die Ausbreitung der Art. Aus solchen Zweigstücken entstandene Stöcke werden fertil und produzieren



Figur 588. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *Frühjahrs-Zweig*, 15 Millimeter lang, im Beginn der Sprossung. (Nach G. Zirpolo 1923)



Figur 589. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg: *Frühjahrs-Zweig in reger Proliferation*, nach 21 Tagen aus dem Zweig Figur 588 hervorgegangen. (Nach G. Zirpolo 1923)

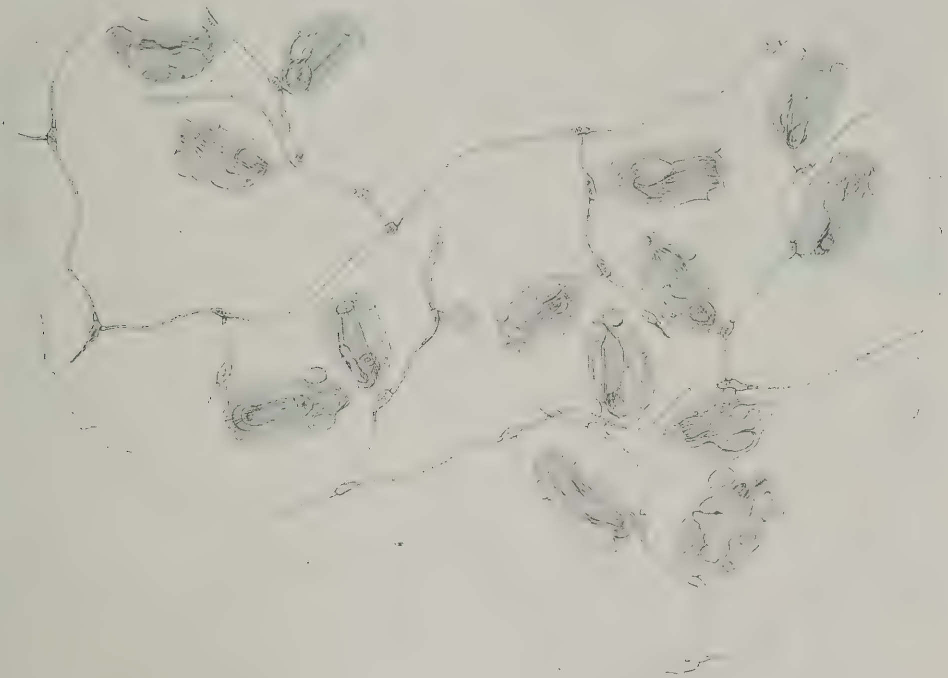


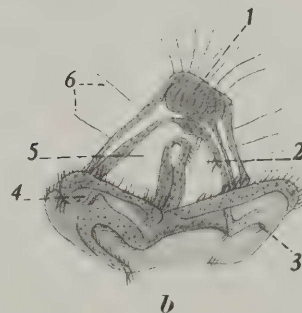
Figur 590.

Figur 590. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — *Zoobotryon pellucidum* Chr. G. Ehrenberg. (*1*) zeigt, wie Zweige zu wachsen beginnen (Villefranche-sur-mer, August 1927). Diese zunächst fadenförmigen Proliferationen können sich auch am Substrat ankleben. Vergrößerung 2-fach. (Original)

Larven, welche nach ihrer Festsetzung und Metamorphose die so groß werdenden Sommerkolonien begründen. Damit ist der Jahreszyklus des Lebenslaufes von *Zoobotryon* geschlossen. — An den Zweigen sitzen in 2 Reihen die ovoiden oder flaschenförmigen Zoide, deren Tentakel-Krone aus 8 Tentakeln besteht. Am Darm ist der Besitz eines mit Hornzähnen ausgestatteten Kaumagens hervorzuheben (Figur 352, 353).

Das sehr gute Regenerationsvermögen ist biologisch begründet, da so große Kolonien Verletzungen leicht ausgesetzt sind. — Vorkommen und Substrat: *Zoobotryon* bewohnt nur wenige Meter tiefes Wasser, wo es sich auf Holzwerk, Steinen ansiedelt. Bemerkenswert ist die starke Entwickelung im nahrungsreichen Wasser von Häfen. — Verbreitung: Mittelmeer, Villefranche-sur-mer, Neapel, Alexandrien, Suez, Adria, Triest. (Figur 586 bis 590, 272, 345.)





Figur 591. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Ctenostomata). — ***a*** *Hypophorella expansa* E. Ehlers: *Habitusbild.* Vergrößerung 27-fach. (Nach E. Ehlers 1876). — ***b*** *Larve vom Cyphonautes-Typus.* (*1*) Scheitel-Organ; (*2*) Magen; (*3*) Corona; (*4*) birnförmiges Organ; (*5*) Mund-Bucht; (*6*) Zilien. Vergrößerung 340-fach. (Nach H. Prouho 1892)

Hypophorella expansa E. Ehlers (1876). Der Stolo breitet sich zwischen den Lamellen von Wurm-Röhren, z. B. von Chaetopterus aus. Die in Abständen an den Stoloverzweigungen knospenden Zoide haben eine charakteristische Form. Sie kann als sackförmig bezeichnet werden. Der proximale Teil ist zur Verbindung mit dem Stolo stielartig verjüngt. Nahe dem Vorderende ist an der Leibeswand jederseits ein runder, hohler Fortsatz zu beobachten, und jenes selbst ist in eine Spitze ausgezogen. Subterminal liegt die Apertur. Das Besondere dieser Bryozoen-Form ist in Anpassung an das kommensalische Leben in der Wurmröhre eine Einrichtung, mit deren Hilfe der Zoid in die neugebildeten Sekretlamellen derselben Löcher zum Durchtritt der Tentakel-Krone herstellt [siehe Seite (5) 428]. — Unterlage und Vorkommen: Die Wohnröhren von Chaetopterus, Terebella conchylega der Seichtwasser-Zone. — Verbreitung: Wattenmeer der ostfriesischen Küste (Spiekeroog), Luc-sur-mer, Roscoff, Banyuls. (Figur 591, 507 bis 509.)

Division: PALUDICELLEA.

Familie: ***Paludicellidae.***

Paludicella articulata Chr. G. Ehrenberg (1831). Die Zoarien überziehen die Unterlage als ein zartes Geranke, das sich aus einem Astwerk von Zweigen der kettenartig aneinanderstoßenden, aber durch Scheidewände getrennten Zoiden zusammensetzt. Das hornige, nur sehr wenig verkalkte Außenskelett der flaschenförmigen Zoide ist je nach dem Alter hellgelb bis dunkelbraun gefärbt. Die 4-eckige Apertur liegt auf einem subterminalen, kurzen Mündungskegel. Die Durchsichtigkeit der Leibeswand ist genug groß, um am lebenden Objekte die innere Organisation und auch die Knospungsvorgänge studieren zu können. Auf diesem Wege läßt sich feststellen, daß der manchen Ctenostomata eigene Kaumagen hier fehlt. Neben der Knospung zur Vergrößerung des Zoariums werden bei *Paludicella* gegen Ende der Vegetations-Perioden Winterknospen, sogenannte Hibernacula, gebildet. Sie haben die Gestalt sehr verkürzter Zoide, sind mit Dotter versehen und in einem dickeren und verkalkten Außenskelett gesichert. Die Tentakel-Krone besitzt 16 Tentakel. *Paludicella* legt nach den Beobachtungen von F. Braem (1896) ihre Eier ins Milieuwasser ab, wo sie die Entwickelung durchlaufen. Sie messen nur 0,2 Millimeter im Durchmesser, sind aber sehr dotterreich. Die aus dem Ei hervorgehende Larve von Ei-Größe besitzt einen Entoderm-Sack. Eine eingehendere Beschreibung der Larven-Organisation fehlt. — Unterlage und Vorkommen: Holz, Stengel und Blätter von Wasserpflanzen, Wurzeln von Ufersträuchern, Muschel-Schalen, Steine im fließenden und im stehenden Süßwasser; *Paludicella* findet sich aber auch im Brackwasser. Ihr Lebensbezirk erstreckt sich von den oberen Wasserschichten bis etwa 30 Meter Tiefe. — Verbreitung: Die Zahl der Fundorte ist zu groß, um alle anzuführen. Das Vorkommen der genannten Art erstreckt sich auf Europa und Nord-Amerika, Asien und Neuseeland. Da diese Form infolge ihrer Zartheit und ihres bescheidenen Aussehens leicht übersehen werden kann, ist anzunehmen, daß sie eine größere Verbreitung hat, als nach Angaben in der Literatur zu schließen ist. (Figur 592, 282, 389, 416.)



Figur 592. Vermes oligomera: Bryozoa (Ctenostomata). — *Paludicella articulata* Chr. G. Ehrenberg: *Habitusbild.* Natürliche Größe. Siehe Figur 282. (Nach K. Kraepelin 1887)

Außerdem sind in der Literatur *noch folgende Arten von Paludicella* beschrieben worden:

Paludicella erecta Ed. Potts (1884). — Verbreitung: Bach Tacony, Montgomery in Pennsylvanien; im Delaware- und Schuylkill-Fluß bei Philadelphia. — K. Kraepelin (1887, Seite 96, 98) vertrat den Standpunkt, daß im Hinblick auf die besonderen und abweichenden Merkmale für diese letzterwähnte Form eine neue Gattung, nach seinem Vorschlag *Pottsiella* benannt, aufgestellt werden müsse.

Paludicella mülleri K. Kraepelin (1887). — Verbreitung: Ryck-Fluß bei Greifswald. — Nach Kraepelin würde diese Art *eine Mittelform zwischen der Gattung Victorella und Paludicella* darstellen. Später befaßten sich mit dieser Frage auch F. Braem (1911) und W. Ulrich (1926). Beide Forscher sprachen sich dahin aus, daß die genannte Art in den biologischen Kreis von *Victorella pavida* gehöre. Dazu möchten wir bemerken, daß *Paludicella mülleri* tatsächlich alle Merkmale *der Gattung Paludicella* besitzt, daß nämlich — abgesehen von der Form der Zoide — hier der Aufbau des Zoariums nur aus den aus Zoidknospen hervorgehenden Zoiden geschieht, da ein Stolo prolifer fehlt oder nicht beschrieben worden ist. Dagegen ist gerade der Besitz eines solchen für *die Gattung Victorella* so charakteristisch, daß ihre Einreihung in die Division Stolonifera der Ctenostomata berechtigt wäre. Im Falle von *Victorella pavida* findet die Vermehrung der Individuen durch Stolonenknospen und außerdem durch Zoidknospung statt. Es ist in diesem Falle nicht anzunehmen, daß Saisondimorphismus, wie er von F. Braem und W. Ulrich vermutlich vorausgesetzt wird, die Eigenschaften zweier scharf unterscheidbarer Gattungen reproduzieren wird. Deshalb halten wir die Art *Paludicella mülleri* zu Recht bestehend.

4. Unterordnung: Lophopoda

Als Einleitung und zur Orientierung in der Systematik der Lophopoda wäre folgendes zu sagen. Die Lophopoda sind in ihrem Verhältnis zur Unterordnung der Stelmatopoda eine wohlabgegrenzte Gruppe, die von marinen Bryozoen

abgeleitet wird und das Süßwasser als einen neuen und von dem des Meeres sehr verschiedenen Lebensraum erobert hat. Es kann wirklich von einem Eroberungszug gesprochen werden, der nur durch mancherlei Umstimmungen in der Entwickelungsgeschichte, des Baues und der Lebensführung mit Erfolg durchgeführt werden konnte. Die durch die neue Umwelt bestimmten Lebensforderungen wirken sich als Neigung zur Abänderung vor allem in der Wuchsform aus, ein Moment, welches die Determination dieser Formen erschwert. Besagten Erscheinungen nachzugehen, ist aber eine anziehende Aufgabe der Forschung für sich. Im ganzen genommen zeigt diese Abteilung der Bryozoen *eine in mancher Beziehung vermutlich urtümliche Einfachheit* und eine weitergehendere Einheitlichkeit als ihre Verwandten im Meere. Das soll heißen, daß sich die Lebensbedingungen im Süßwasser wenig schöpferisch auswirkten. Damit hängt wohl auch zusammen, daß in ihrem Kreise nur wenige Gattungen und Arten im Vergleiche zum großen Formenreichtum der Stelmatopoda entstanden sind. Dieser Mangel wird jedoch ausgeglichen einerseits durch die Neigung zur Abänderung im Habitus und durch eine starke Besiedlungsdichte.

Vermutlich erfolgte die Einwanderung ins Festland und in seine Süßgewässer und damit die Ausbildung der Unterordnung der Lophopoda in einer frühen Epoche der Stammgeschichte der Bryozoen. Deshalb wird die besagte Gruppe mit Recht als eine altertümliche Tier-Gruppe betrachtet. Ein lehrreiches Vergleichsbild sind dazu jene Stelmatopoda, die heute Bewohner des Brack- und Süß-Wassers geworden sind. Ihre fast unverändert gebliebene Stelmatopoden-Organisation spricht deshalb für die Übersiedlung ins Süßwasser in einer viel späteren Zeit, und zwar in einer Ära, in der sich bereits die einzelnen Gruppen der Stelmatopoda herausgebildet hatten.

Die in der Systematik bevorzugten äußerlich leicht nachweisbaren, unterscheidenden Merkmale betreffen bei den Lophopoda vor allem das Außenskelett und die Tentakel-Krone. Bei der Familie der Plumatellidae haben die Zoide Schlauchform und in diesem Zusammenhange hat das Außenskelett eines Zoariums die Form einer zusammenhängenden, unverkalkten und sich verzweigenden Chitinröhre. Diese verhornte Schutz- und Wohnröhre neigt sehr zur Abänderung, welche Erscheinung den Systematikern nicht wenig Schwierigkeiten bereitet hat. Groß ist auch die Zahl der Bezeichnungen für diese Varietäten, welche sich als Wuchsformen äußern. Dafür spricht folgende Zusammenstellung der bezüglichen Benennungen in der Literatur: muscosa (moosförmig), spongiosa und fungosa (schwammförmig), repens (kriechend), appressa (angeschmiegt), prostrata (daniederliegend), densa (dicht gedrängt) und anderes mehr.

Bei den Vertretern der Familie Cristatellidae sind einige oder zahlreiche Individuen von einer gemeinsamen Leibeswand wie von einem Sack umschlossen. In diesem Falle ist es eine gallertige Außenschicht, welche als Schutzhülle dient. Bemerkenswert ist hier der Mangel von Variationserscheinungen von seiten der besagten Gallerthülle.

Der Bau der Lophoda ist einfach und einheitlich. Das gilt auch für die Mechanik des Verschlusses der Apertur. Nach der Invagination der Tentakel-Krone wird die Mündung in einfacher Weise durch Kontraktion von Ringmuskeln der eine Ringfalte bildenden Mündungs-Zone bewirkt.

Die Tentakel-Krone, wie auch der Zoid ist verhältnismäßig größer als bei den

Stelmatopoda. Im Zusammenhang damit steht die vermehrte Zahl von Tentakel, welche einen größeren Raum beanspruchen und deshalb in der Form eines Hufeisens auf 2 Lophophor-Armen angeordnet sind. Die Größe und Form der Tentakel-Krone und die Zahl der Tentakel zeigt bei den Gattungen und Arten Verschiedenheiten. Der Besitz einer Mundklappe oder Epistom gehört mit zu den besonders bewerteten der unterscheidenden Merkmale gegenüber den Stelmatopoda. Eine andere spezifische Eigenschaft der Lophopoda ist, daß sie Dauerknospen in der Form der Statoblasten erzeugen. Deren artverschiedene Form liefern brauchbare Anhaltspunkte für die Systematik.

Da man bei den Lophopoda nur 2 Familien unterscheidet, und zwar die der Plumatellidae mit 2 Gattungen und die der Cristallidae mit 3 Gattungen, und da jede dieser Gattung artenarm ist, so ist auch die Systematik der Lophopoda nicht umfangreich. Es sind etwa 50 Arten beschrieben worden.

Familie: ***Plumatellidae.*** Die Äste der verzweigten Chitin-Röhren der Zoide können in allen Übergängen entweder locker oder ganz eng zusammengestellt sein. Sie sind niemals verkalkt, an der Oberfläche mehr oder weniger blank und durchscheinend, meist aber mit braunem Mulm bedeckt. Die Statoblasten sind mehr oder weniger oval und besitzen einen Schwimmring oder ein solcher fehlt.

Fredericella sultana J. F. Blumenbach (1777). Von den übrigen Lophopoda unterscheidet sich diese Form durch einige besondere Merkmale. An den hirschgeweihartig verzweigten Röhren fällt zunächst die Kleinheit der Tentakel-Krone auf, die auch nur die geringe Zahl von 16 bis 24 Tentakeln aufweist. Im Zusammenhang mit der geringen Zahl von Tentakel sind keine Lophophor-Arme ausgebildet. Durch diese Eigentümlichkeit ähnelt hier die Tentakel-Krone jener *der Stelmatopoda.* Jedoch sind die Tentakel von *Fredericella* nicht auf den Umriß eines Kreises, sondern in der Form eines Hufeisens angeordnet. Das Epistom ist wenig ausgebildet. Die Zoiden sind lang und schlank und erscheinen durch ringförmige Einschnürungen der Leibeswand voneinander geschieden. Die Statoblasten variieren sehr in der Form und entbehren eines Schwimmringes. Larve nur in Rumänien beobachtet. — Unterlage und Vorkommen: Auf festen Gegenständen, wie Steinen, Holzbalken, auf ins Wasser hängendem Wurzelwerk von Uferbäumen und Sträuchern, Wasserpflanzen, ferner Muschel-Schalen des fließenden und stehenden Wassers; vom Niveau nahe der Oberfläche bis zu 214 Meter Tiefe (Schweiz, Vierwaldstätter-See mit Tiefentemperatur von 4 bis 5° C). In Seen wurde *Fredericella* mit ihrem proximalen Teil im Schlammgrund steckend gefunden. — Verbreitung kosmopolitisch: An vielen Orten von Zentraleuropa, in Norwegen, Schweden und Finnland, weiter in Grönland bei Jacobshavn (69° 13′ N), Rußland, Sumpf Trake, See Madatapin (Kaukasus), Nordasien, Baikal-See, an vielen Orten Nordamerikas (siehe Ch. B. Davenport 1904, Seite 216), Afrika Tanganjika-See bei Kibango, Mshale, Alexandrien, Algier, Natal im Equefa-Fluß, Neuseeland, Australien. (Figur 274.)

Bei *Fredericella sultana* sind 2 Varietäten zu unterscheiden, und zwar:

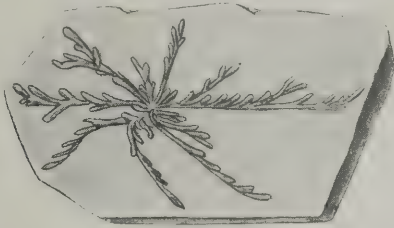
(a) forma typica: *sultana sultana* J. F. Blumenbach (1774), aus den Gebieten mit gemäßigtem Klima;

(b) forma: *sultana Du Plessisi* F. Ford (1885), eine arktisch-alpine Unterart aus den arktischen Gebieten und aus kalten alpinen Seen.

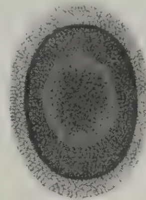
G. Abricossoff (1927) unterscheidet ferner: *Fredericella sultana transcaucasica* im See Madatapin in Transkaukasien, *Fredericella jordanica* N. Annandale (1913) Fluß Jeruslan Palästina, Seistan Ost-Persien, *Fredericella lepnevae* G. Abricossoff (1927) aus dem Teletzkoje-See (Altai).

Gattung: *Plumatella* J. M. de Lamarck (1816). Unter den Süßwasser-Bryozoen ist diese Gattung die häufigste und formenreichste; sie besitzt auch die weiteste Verbreitung. Dadurch, daß sie zur Abänderung des Habitus neigt, bereitet ihre Systematik seit jeher Schwierigkeiten. — Die Zoarien setzen sich aus langen, zylindrischen Röhren zusammen, die sich in lockerer Anordnung hirschgeweihartig und dichotomisch verzweigen oder gedrängt stehend eine kompakte Masse bilden oder die Röhren liegen in der ganzen Länge der Unterlage auf. Die Substanz der Röhren ist Chitin, das nicht ver-

kalkt und an und für sich durchsichtig oder durchscheinend, farblos oder gelblichbraun gefärbt ist. Durch Auflagerung von Mulm, Sandkörnchen, Diatomeen-Schalen erhalten jedoch die Chitin-Röhren der meisten Arten eine dunkelbraune Farbe und werden undurchsichtig. Findet keine solche Auflagerung statt, dann bleibt die natürliche Durchsichtigkeit erhalten. In manchen Fällen besitzt die Röhre einen sogenannten Kiel, der sich als ein schmaler, heller Streifen wie eine Nahtlinie in der ganzen Länge der Röhre verfolgen



Figur 593.



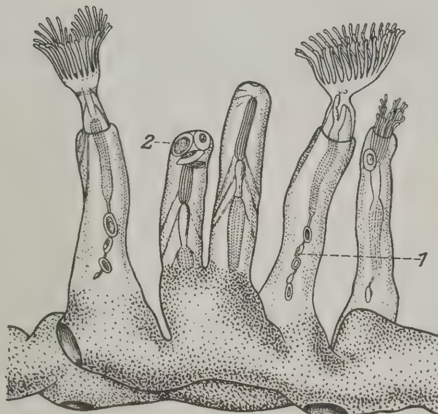
Figur 594.

Figur 593. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas appressa* P. S. Pallas: *Habitusbild.* Natürliche Größe. (Nach J. Kafka 1887)

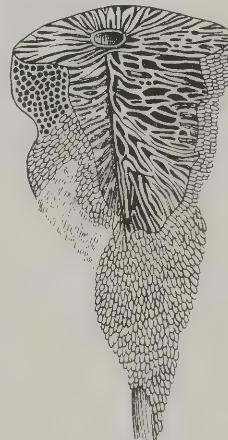
Figur 594. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas repens* P. S. Pallas: *Schwimmring-Statoblast.* Vergrößerung 60-fach. (Nach K. Kraepelin 1887)



Figur 595.



Figur 596.



Figur 597.

Figur 595. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas caespitosa* P. S. Pallas: *Habitusbild.* Natürliche Größe. (Nach K. Kraepelin 1887)

Figur 596. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas caespitosa* P. S. Pallas: *Stück eines Zoariums.* (*1*) Statoblasten im Funiculus; (*2*) solche losgelöst und frei in der Leibeshöhle. Vergrößert. (Nach K. Kraepelin 1887)

Figur 597. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas spongiosa* P. S. Pallas: *Habitusbild.* Natürliche Größe. (Nach K. Kraepelin 1887)

läßt. Dieser Kielstreifen beginnt von einer spitz zulaufenden Bucht der Röhrenmündung. — Die Zahl der Tentakel schwankt zwischen 40 bis 60 und dementsprechend variiert auch die Länge der Lophophor-Arme. Die Zoide sind lang und schmächtig. Für die Systematik geben die Statoblasten Anhaltspunkte; sie sind elliptisch, die »freien« besitzen einen Schwimmring, die viel größeren »sitzenden« entweder nur einen schwach entwickelten oder ein solcher fehlt gänzlich. — *In der folgenden Aufzählung der Arten der Gattungen Plumatella* gehen wir von der von C. v. Linné (1758) aufgestellten Grundform *»princeps«* aus und charakterisieren eine Anzahl der bekannt gewordenen Varietäten.

Plumatella princeps varietas appressa K. Kraepelin (1887). Die Zoarien liegen dem Substrat völlig an; sich erhebende Zweige sind selten. Die Röhren lagern sich dicht

aneinander, was bei der Ansicht von der Unterseite deutlich hervortritt. Die Färbung der Röhren ist hellbräunlich; manchmal sind sie transparent. Auch ein Kielstreifen kann vorkommen. Die Schwimmring-Statoblasten sind klein, hellfarbig braun und ihre Gestalt ist breit elliptisch. Die sitzenden, schwimmringlosen Statoblasten sind größer. — Verbreitung: Europa, Nord-Amerika, Bombay, Kalkutta. (Figur 593.)

Plumatella princeps varietas caespitosa K. Kraepelin (1887). Diese Varietät stellt einen vorgeschrittenen Grad des Wachstums im Vergleich zur Varietät appressa dar, da die Zweige dichter stehen und in den Wasserraum wachsen. Auf diesem Weg erhält das Zoarium ein rasenartiges Aussehen. Bei älteren Kolonien kommen beide Wachstums-Formen, nämlich *appressa und caespitosa*, mit Übergängen nebeneinander vor. Bestimmend für den in Rede stehenden Habitus dürfte die Form des Substrates sein. Als solches kommen in Frage Blätter, Stengel von Wasserpflanzen und Wurzelwerk, also begrenzte Ansiedlungsflächen im freien Wasserraum. Ein Kielstreifen kann an den Röhren vorhanden sein. — Die Verbreitung der Varietät »*caespitosa*« erstreckt sich auf Europa und Nord-Amerika. (Figur 595, 596.)



Figur 598.



Figur 599.

Figur 598. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas emarginata* P. S. Pallas: *Habitusbild.* (Nach K. Kraepelin 1887)

Figur 599. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Plumatella princeps varietas emarginata* P. S. Pallas. Vergrößert. (Nach K. Kraepelin 1887)

Plumatella princeps varietas spongiosa P. S. Pallas (1768). Die Zoarien bilden entweder dicke Überzüge auf Holzplanken oder faust- bis kindskopfgroße Kolonien an Schilfstengeln und Ästen. Die Zoiden stehen in radiärer Anordnung so dicht gedrängt, daß sich die braun gefärbten Röhren im Kampfe um den Raum gegenseitig abplatten. Neben Schwimmring-Statoblasten werden viele sitzende, schwimmringlose Statoblasten erzeugt. — Verbreitung: Europa, Nord-Amerika. (Figur 597, 479 ***a***, ***b***.)

Plumatella princeps varietas emarginata G. J. Allman (1844). Die Wuchsform ist aus der Figur 598 zu ersehen. Die meist dunkelbraunen Röhren besitzen oft einen Kielstreifen. Die freien Statoblasten, die eine große Variabilität besitzen, haben ein durchschnittliches Längen-Breitenverhältnis von 1,8 : 1, die sitzenden ein solches von 1,3 bis 1,4 : 1. Die Tentakel-Zahl beträgt 40 bis 54. — Verbreitung: Europa, Nord-Amerika, Asien und Afrika. (Figur 598, 599.)

In der Literatur sind *noch weitere 7 heimische Varietäten* angegeben. Ihre Aufzählung scheint nicht nötig zu sein, da dieser Beitrag in bezug auf die Systematik nicht erschöpfend sein kann und will. Überdies würde die Klassifikation *der Gattung Plumatella* einer kritischen Überarbeitung bedürfen. Auch müßten auf experimentellem Wege die in den Statoblasten liegenden Erbkräfte unter wechselnden äußeren Bedingungen einer Prüfung unterzogen werden.

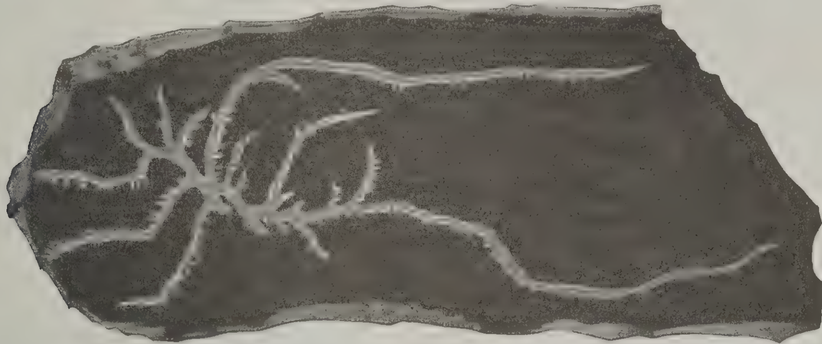
Von Plumatella-Arten, die außerhalb von Europa gefunden wurden, wären noch anzuführen: *Plumatella tanganyika* V. de Roussel aus dem Tanganjika-See bestimmt von G. Ulmer, *Plumatella auricomis* N. Annandale (1913) Fluß Jeruslan, Palästina, *Pluma-*

tella casmiana rossica subsp. nov. Japan, Fluß Jeruslan, *Plumatella incrustata* sp. nov. G. Abricossoff (1927) Fluß Koloschir beim Ausfluß aus dem See Marka-Kul im Semipalatinsker Gebiet, *Plumatella longa* sp. nov. G. Abricossoff (1927) aus den Seen Krasikowo und Kursin, Kamtschatka, *Plumatella* (*Afrindella*) *testudinicola* N. Annandale (1912) Gewässer bei Buchara, Ost-Persien, Afrika, Indien, Philippinen.

Über die letztgenannten Plumatella-Arten siehe bei G. Abricossoff (1927 Seite 308ff.).

Genus Hyalinella J. Jullien (1885). Die Röhren haben eine gelatinöse Beschaffenheit und sind meist hyalin.

Hyalinella punctata A. Hancock (1850). Diese Bryozoen-Form ist von der verwandten Gattung *Plumatella* durch ihre ziemlich dicken, hyalinen Röhren leicht unterscheidbar. Vom Zentrum der Kolonie wachsen verhältnismäßig lange Zweige aus, die an der Unterlage bis auf ein kürzeres Mündungsstück haften. Die Zahl der Tentakel beträgt 40 bis 60. Die Schwimmring-Statoblasten haben das Längen-Breitenverhältnis 1 : 1,2 bis 1 : 1,5. Es wird die Varietas *prostrata* und *densa* unterschieden. Die Larve hat M. D. Rogick (1939) beschrieben. — Verbreitung: Europa und Nord-Amerika. (Figur 600.)



Figur 600. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Hyalinella punctata* G. J. Allman: *Habitusbild*. Natürliche Größe. (Nach K. Kraepelin 1887)

Gattung: *Stephanella* A. Oka (1908) genus novum. Es handelt sich um eine Form *der Lophoda* aus Japan mit bemerkenswerten Eigenschaften. Die Zoarien setzen sich aus Stolonen zusammen, an welchen durch Knospung Zoide entstehen. Deren Organisation lehnt sich am ehesten an die der Gattung *Plumatella* an. Die Statoblasten sind kreisrund und besitzen einen Schwimmring.

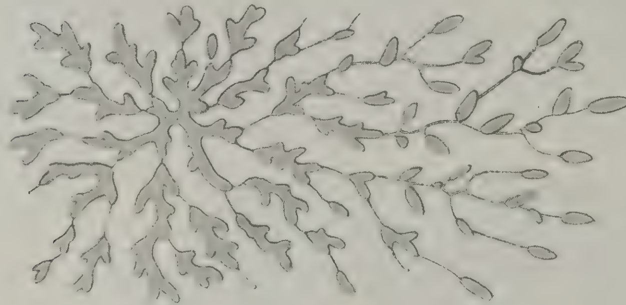
Stephanella hina A. Oka (1908) species nova. Der sehr dünne, verzweigte Stolo breitet sich auf der Unterlage aus und von ihm erheben sich gestielte, zylindrische, etwa 3,5 Millimeter große Zoide. Das Außenskelett ist hier gallertig und infolge dessen Klebrigkeit bleiben an der Außenfläche Diatomeen, Detritus und so weiter haften. Die Farbe der Kolonie ist eine grünliche bis gelblichbraune. An dem einzelnen Individuum sind die Tentakel orange, der Magen gelblichgrün und der Enddarm bläulichgrün gefärbt. An der Tentakel-Krone wurden 36 bis 40 Tentakel gezählt. Diese sind in der Form eines Hufeisens angeordnet. Infolge der geringen Tentakel-Zahl sind hier keine Lophophor-Arme ausgebildet. Ein Epistom ist vorhanden. Im übrigen stimmt der einfache Bau des Darmes mit dem von *Plumatella* überein. Die Statoblasten entstehen am Funiculus, sie sind kreisrund und besitzen einen wohlausgebildeten Schwimmring. Sitzende, schwimmringlose Statoblasten werden nicht erzeugt. — Unterlage und Vorkommen: Die Ansiedlung erfolgt auf Stengeln und Blättern untergetauchter Wasserpflanzen. Die Wuchsform der Kolonie wird sichtlich durch die Beschaffenheit des Substrates beeinflußt. Die Vegetationszeit fällt in die Monate Dezember bis März. — Verbreitung: Bisher ist als einziger Fundort ein kleiner Teich beim Bahnhof Mejiro in der Nähe von Tokio bekannt geworden (Figur 601 bis 604).

Diese japanische Lophopoden-Form hat eine Reihe von Eigenschaften, die es rechtfertigen würde, für sie nicht allein ein eigenes Genus, sondern auch eine eigene Familie zu begründen, die an die Spitze *der Lophopoden* zu stellen wäre. Damit sollte bis zu einem gewissen Grade ihre Mittelstellung *zu den Stelmatopoda* angedeutet werden. Einer definitiven Beurteilung müßte aber eine eingehendere Untersuchung der Form vorweg gehen.

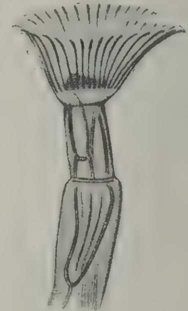
Familie: ***Cristatellidae.*** Die Zoiden sind voneinander nicht getrennt, sondern ihre Zahl wird von einer gemeinsamen Leibeswand umschlossen. Das Außenskelett hat eine gallertige Beschaffenheit.

Gattung: *Lophopus* Dumortier (1835).

Lophopus crystallinus P. S. Pallas (1766). Die Kolonien haben meist die Größe einer Erbse, können aber bis 4 Zentimeter Durchmesser erreichen. Die älteren und größeren Stöcke sind durch Einbuchtungen am Rand gelappt. Solche Lappenteile können sich autotomisch loslösen und damit neue Zoarien begründen. *Lophopus* besitzt die Fähigkeit



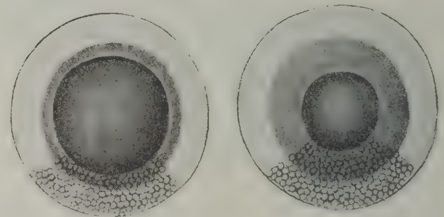
Figur 601.



Figur 603.



Figur 602.



Figur 604.

Figur 601. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Stephanella hina* A. Oka: *Habitusbild.* Vergrößerung 4-fach. (Nach A. Oka 1908)

Figur 602. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Stephanella hina* A. Oka: *Stück eines Zoariums.* Vergrößerung $3^1/_2$-fach. (Nach A. Oka 1908)

Figur 603. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Stephanella hina* A. Oka: *Zoid entfaltet.* Vergrößerung 12-fach. (Nach A. Oka 1909)

Figur 604. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Stephanella hina* A. Oka: *Statoblasten.* Vergrößerung 80-fach. (Nach A. Oka 1909)

beschränkter Ortsbewegung. Die Tentakel-Krone besteht aus 60 Tentakeln, die auf 2 ziemlich kurzen Lophophor-Armen angeordnet sind. Die Größe des Tentakel-Apparates nimmt eine Zwischenstellung zwischen jener von *Plumatella* und *Cristatella* ein. Die Gallertschicht der Leibeswand ist blaßbläulich gefärbt, die Lophophor-Arme erscheinen zitronengelb und der Darm rotbraun. Bemerkenswert ist die geringe Größe des Epistoms. Eine sehr charakteristische Form besitzen die Statoblasten von *Lophopus.* Ihre Gestalt ließe sich mit einem flachen Gerstenkorn vergleichen, indem die beiden Pole in je eine Spitze ausgezogen erscheinen. Ihr Längsdurchmesser beträgt 1 bis 1,3 Millimeter. Larve nicht bekannt. — Vorkommen und Unterlage: *Lophopus* bevorzugt stehende Gewässer. In Gebirgen geht die Art bis zur Höhe von nahezu 2000 Meter hinauf. Als Unterlage dienen schwimmende Wasserpflanzen. — Verbreitung: In Deutschland und im übrigen Europa und Nord-Amerika sind zahlreiche Fundorte angegeben. Das Fehlen von *Lophopus* in Rußland erklärt G. Abricossoff (1936) damit, daß die *Lophopus-Kolonien* überwintern und dies ist für sie nur in Gebieten mit einer Isotherme von über

— 4° C im Januar möglich. Die geographische Verbreitung in Europa der in Rede stehenden Form hat dieser Forscher in einer Karte zur Anschauung gebracht. Madras (Asien). (Figur 275, 605.)

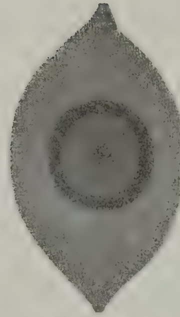
Lophopus lendenfeldi Ridley aus dem Tal Bhim, Kumaon in 2470 Meter Höhe.

Lophopodella carteri A. Hyatt (1866) varietas *typica*. Die Zoarien sind klein, gelappt, biegsam und transparent. Sie können kriechend den Ort verändern. Die Gallerthülle der Leibeswand ist dünn und durchscheinend. Die Tentakel-Krone besteht aus 60 dünnen Tentakeln. Für diese Gattung und Art sind sehr eigentümlich die Statoblasten, welche mit Widerhaken versehene kurze Stacheln an den beiden Polen besitzen und mit einem Schwimmring ausgestattet sind. — Verbreitung: Asien, Bombay, Madras, Persien, Japan, Ost-Afrika, Amerika, Erie-See. (Figur 606.)

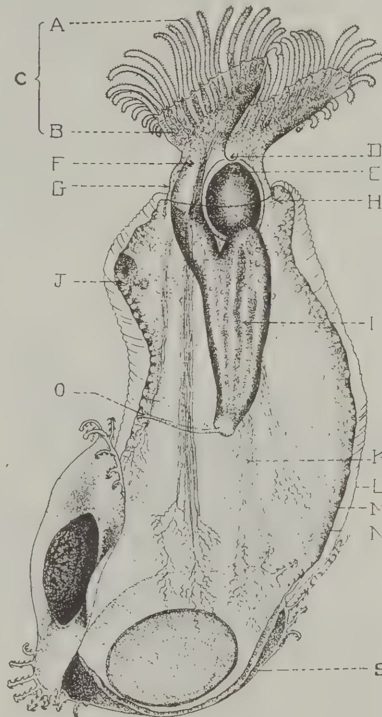
Als Varietäten wurden weiter beschrieben: *Lophopodella carteri* varietas *himalayana* N. Annandale von Kumaon Himalaya; *Lophopodella carteri* varietas *davenportii* A. Oka aus dem See Kasumiga-Ura nördlich von Tokio. [N. Annandale (1921).]

Gattung: *Pectinatella* Leidy (1851).

Pectinatella magnifica J. Leidy (1851). Die großen Zoarien entstehen durch das Zusammenwachsen junger, kleiner, rosettenförmiger Kolonien, die aus Statoblasten hervorgegangen sind. In diesen sind die Zoide horizontal und zugleich radiär angeordnet, wobei ihre proximalen Teile miteinander verschmelzen. Auf diese Weise entsteht ein zentraler gemeinschaftlicher Hohlraum. Im Verlaufe des Wachstums stoßen diese Jungkolonien zusammen und erzeugen an der Basis eine gelatinöse Schicht, die eine Dicke von 10 bis 20 Zentimeter annehmen kann. So bildet *Pectinatella* die im Kreise *der Lophopoda* größten Kolonien, die bei Längenwachstum die Länge eines Meters erreichen, oder dicke, ausgebreitete Polster oder ovoide Gebilde bis 30 Zentimeter Durchmesser und 1 Kilogramm Gewicht erreichen können. K. Kraepelin (1887) bezeichnet diese großen, durch Konkretion entstandenen *Pectinatella-Stöcke* als Cormus polyblastus. Die Kutikularschicht der Oberfläche ist dünn und hyalin. Die Zoidmündungen überragen nicht die Oberfläche des Zoariums. Die Tentakel-Kronen werden weit evaginiert; sie besitzen 60 bis 80 Tentakel und gutausgebildete Lophophor-Arme. Ein Epistom ist auch vorhanden. Die Kolonien erscheinen in einem gelblichen Farbton. Die Statoblasten sind kreisrund mit einem Durchmesser von etwa 1 Millimeter. Ihr breiter Schwimmring wird hutkrempenartig aufgebogen. Von der Unterseite entspringen 10 bis 20, am Ende mit ankerförmigen Haken versehene Randdornen. — Vorkommen und Unterlage: *Pectinatella* bewohnt fließende und stehende Gewässer, doch ist das Gedeihen an eine Wassertemperatur von mindestens 20° C gebunden. Deshalb erfolgt die Ansiedlung auch nur in der oberen Wasser-Zone. — Verbreitung: Diese *Lophopoden-Form* wurde zuerst in Nord-Amerika aufgefunden. Die zahlreichen Fundorte dieses Gebietes sind durch Ch. B. Davenport

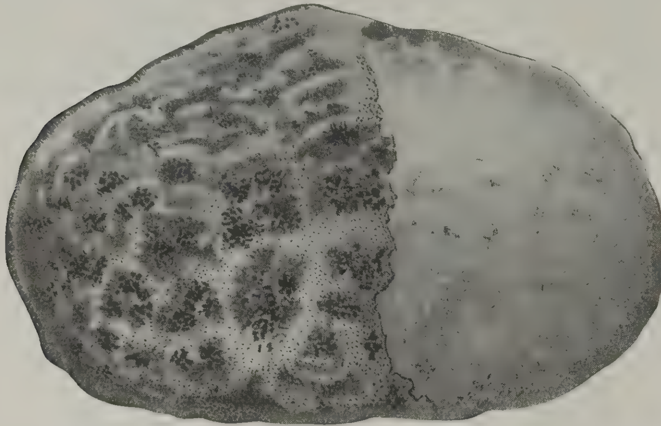


Figur 605. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Lophopus crystallinus* P. S. Pallas: *Statoblast*. Vergrößerung 40-fach. (Nach K. Kraepelin 1887)

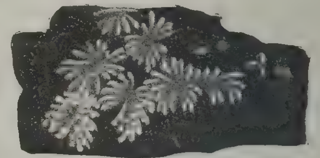


Figur 606. Vermes oligomera: Bryozoa (Lophopoda). — *Lophopodella carteri* A. Hyatt: *Statoblasten-Kolonie*. (*A*, *B*, *C*) Tentakel-Krone; (*D*) After; (*E*) Rectum; (*F*) Ösophagus; (*G*) Tentakel-Scheide; (*H*) Duplikatur; (*I*) Magen; (*J*) Knospe; (*K*) Retraktor; (*L*) Kutikula; (*M*) Leibeswand-Epithel; (*N*) Körper-Wand; (*O*) Ansatzstelle des Funiculus an der Leibeswand; (*S*) Statoblast-Schalen mit den charakteristischen Rand-Dornen. (Nach M. D. Rogick 1935)

(1904) zusammengestellt worden. *Pectinatella* ist indessen aber auch in Europa, und zwar vorwiegend in Deutschland nachgewiesen worden. (Figur 607 bis 610.)



Figur 607.



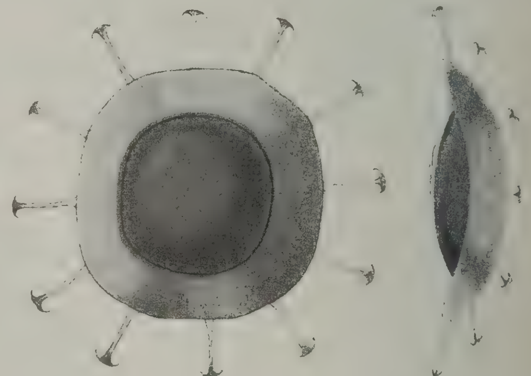
Figur 608.

Figur 607. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Pectinatella magnifica* J. Leidy: *Habitusbild.* $^3/_4$ natürlicher Größe. (Nach K. Kraepelin 1887)

Figur 608. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Pectinatella magnifica* J. Leidy: *junge Kolonien, die durch Zusammenwachsen schließlich kindskopfgroße Zoarien bilden können.* Natürliche Größe. (Nach K. Kraepelin 1887)



Figur 609.



Figur 610.

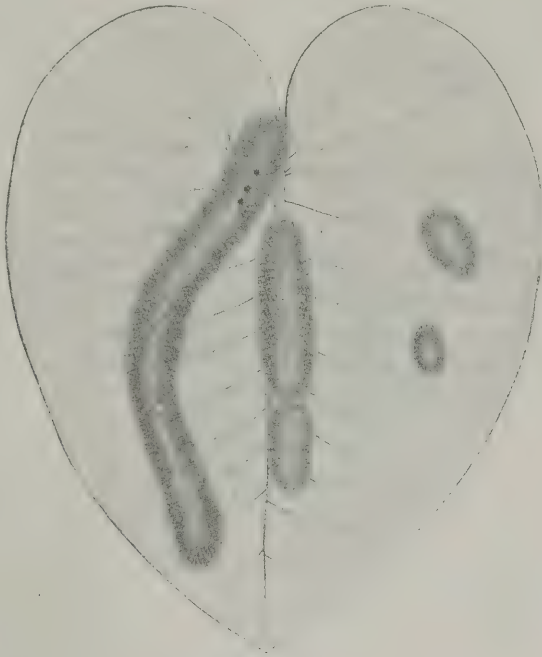
Figur 609. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Pectinatella magnifica* J. Leidy: *Stück eines Zoariums.* Vergrößert. (Nach K. Kraepelin 1887)

Figur 610. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Pectinatella magnifica* J. Leidy: *Statoblasten.* Vergrößerung 30-fach. (Nach K. Kraepelin 1887)

Gattung: *Cristatella* G. Cuvier (1798).

Cristatella mucedo G. Cuvier (1798). Junge Kolonien haben einen runden oder ovalen Grundriß, alte dagegen sind bandförmig und können über spannenlang werden. Solche große Zoarien haben die Tendenz, sich autotomisch in kleinere Stücke zu teilen. *Cristatella* besitzt ebenso *wie Lophopus* die Fähigkeit, sich gleitend auf der Unterlage zu bewegen. Diese Bryozoen-Form hat durchaus nichts moosartiges an sich, da die Zoide nicht voneinander getrennt sind, sondern eine gemeinsame Leibeswand besitzen. Dazu kommt noch, daß das Außenskelett, die Kutikularschicht der Leibeswand, gelatinös ist. Die Anordnung der Individuen zeigt am besten ein Querschnitt durch die Kolonie. Die

ältesten Individuen sind dann beiderseits der Mitte zu finden und von hier aus gegen den Rand folgen dann jüngere, aus Knospen entstandene Zoide (Figur 490). Die zugehörigen Septen sind stark reduziert und nur durch schmale Bänder zwischen der Decke und dem Boden der Kolonie angedeutet. Die Tentakel-Kronen *der Cristatella* sind wohl die größten im Kreis *der Lophopoda*. Entsprechend den 80 bis 90 Tentakeln sind auch die Lophophor-Arme groß und ausladend. Die runden Statoblasten haben einen Durchmesser von 0,8 bis 1,2 Millimeter. Sie besitzen einen flachen Schwimmring und — was für sie besonders eigentümlich ist — in einem dorsalen und ventralen Kranz angeordnete gestielte Haken, die der Verankerung dienen. — Vorkommen und Unterlage: *Cristatella* bevorzugt stehende, nicht zu kalte Gewässer, wird aber auch im fließenden Wasser gefunden und hält sich an die obere Wasser-Zone. Zur Ansiedlung dienen die Unterseiten von



Figur 611. VERMES OLIGOMERA: BRYOZOA (Lophopoda). — *Cristatella mucedo* G. Cuvier: *Habitusbild*. Natürliche Größe. (Nach C. Wesenberg-Lund 1896)

Blättern und Stengeln schwimmender und untergetauchter Wasserpflanzen, im Wasser liegende Äste von Sträuchern und Bäumen und Holzstücke. Die Kolonien werden besonders gegen Ende der Vegetations-Periode nesterweise angetroffen, welche Erscheinung sich durch die autotomisch vor sich gehende Teilung überlanger Kolonien erklärt. — Verbreitung: Diese erstreckt sich über ganz Europa und Nord-Amerika, bemerkenswert ist das Vordringen in arktische Breiten, wie im Murman-Gebiet, Fluß Umba, Lappland See Sotkajärvi, weiter wurde die in Rede stehende Form in West-Sibirien, Baikal-See, Kamtschatka, auch in Palästina im See Tiberias gefunden. (Figur 611, 428, 479, 490.)

Im Vergleich zur *Familie Plumatellidae* zeigt *Cristatella* verschiedener Herkunft fast keine Abänderungen. Diese betreffen eigentlich nur die Zahl der Tentakel und die Größenverhältnisse der Statoblasten. Der Aufbau eines Zoariums durch Verschmelzung zahlreicher Zoide und deren Zusammenfassung durch eine gemeinsame Leibeswand und endlich die gallertige Kutikularschicht der Leibeswand machen eine *Cristatella-Kolonie* zu einem elastischen Gebilde, welches vor allem die mechanischen Eingriffe der Umwelt anders abreagieren kann als es z. B. das nur wenig geschmeidige chitinige Außenskelett *der Plumatellidae* vermag. Abänderungen, wie solche CH. B. DAVENPORT (1900) an *den Statoblasten von Cristatella* untersucht hat, betreffen nur diese selbst. Die seinerzeit aufgestellten Arten: *Cristatella idae* A. Leidy (1858), *Cristatella ophioidea* A. Hyatt (1866) und *Cristatella lacustris* Potts (1884) erweisen sich als identisch mit *Cristatella mucedo* G. Cuvier (1798).

Literatur

Literatur über die Ordnung der Bryozoa

H. Baker (1743) An attempt towards a Natural History of the Polype; in a letter etc. *London.*
V. Donati (1750) Della Storia naturale marina dell'Adriatico. *Venezia.*
J. Ellis (1755) An Essay towards a Natural History of the Corallines. *London.*
P. S. Pallas (1766) Elenchus Zoophytorum. *Hagae-Comitum.*
Caroli a Linné (1767) Systema Naturae. *Edition 12, Volume 1, Pars 2 Holmiae.*
O. Fabricius (1780) Fauna groenlandica. *Hafniae.*
J. V. Lamouroux (1821) Exposition Méthodique des Genres de l'Ordre des Polypiers. *Paris.*
J. Fleming (1828) A History of British Animals. *Edinburgh.*
C. G. Ehrenberg (1830) Symbolae Physicae seu icones et descriptiones animalium.
J. V. Thomson (1830) Zoological Researches and Illustrations. *Cork.* (*Memoir V. On polyzoa etc.*)
C. G. Ehrenberg (1832) Die Korallenthiere des Rothen Meeres. *Abhandlungen der k. Akademie der Wissenschaften in Berlin.*
Audouin & Milne Edwards (1832 bis 1834) Histoire naturelle du litoral de la France. *Paris.*
H. M. D. Blainville (1834) Manuel d'Actinilogie ou de Zoophytologie. *Paris.*
B.-C. Dumortier (1835) Recherches sur l'anatomie et la physiologie des polypiers composés d'eau douce. *Bulletins de l'Académie royale des Sciences, Tome 2. Bruxelles.*
A. Farre (1837) Observations on the Minute Structure of some of the higher forms of Polypi. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London.*
G. Johnston (1838) A History of the British Zoophytes. *London.*
P. J. Beneden (1839) Quelques observations sur les Polypes d'eau douce. *Bulletins de l'Académie royale des Sciences ... de Belgique, Tome 6, Part. 2.*
A. de Nordman (1839) Recherches microscopiques sur l'anatomie et le développement de Tendra zostericola. *Annales des Sciences naturelles, Séries 2, Tome 11.*
A. d'Orbigny (1839) Zoophytes. Voyage dans l'amérique méridionale. *Tome 5, Part 4. Paris et Strasbourg 1839 et 1846.*
A. H. Hassall (1841) Catalogue of Irish Zoophytes. *Annals and Magazine of Natural History, Volume 6.*
P. J. van Beneden (1845) Recherches sur l'anatomie, la physiologie et le développement des Bryozoaires qui habitent la côte d'Ostende. *Mémoires de l'Académie royale des Sciences ... de Belgique.*
P. J. van Beneden (1847) Recherches sur les Bryozoaires fluviatiles de Belgique. *Académie royale de Belgique. Extrait du Tome 21 des Mémoires.*
J. G. Dalyell (1847/48) Rare and remarkable animals of Scotland. *2 Bände. London.*
B. C. Dumortier & J. P. van Beneden (1848) Histoire naturelle des Polypes Composés d'eau douce. *Partie 2. Description. Mémoires de l'Académie royale des sciences ... de Bruxelles, Tome 16.*
J. E. Gray (1848) List of the Specimens of British Animals in the Collections of the British Museum. *Part 1. London.*
B. C. Dumortier & P. J. van Beneden (1850) Histoire Naturelle des Polypes composés d'eau douce ou des Bryozoaires fluviatiles. *Bruxelles.*
Th. Hincks (1851) Notes on British Zoophytes with descriptions of some new species. *Annals and Magazine of Natural History (2), Volume 8.*
M. Sars (1851) Beretning om en i Sommeren 1849 foretagen zoologisk Reise i Lofoten og Finmarken. *Nyt Magazin for Naturvidenskaberne, Band 6.*
G. Busk (1852, 1854, 1875) Catalogue of marine Polyzoa in the Collection of the British Museum. *3 Parts.*
G. J. Allman (1856) A Monograph of the Fresh-water Polyzoa. *Ray Society. London.*
J. B. Trask (1857) New Species of Zoophytes from the Bay of San Francisco. *Proceedings of the California Academy of Sciences, Volume 1.*
H. G. Bronn (1862) Die Klassen und Ordnungen der Weichtiere (Malacozoa) *Band 3, Abteilung 1. C. F. Wintersche Verlagshandlung, Leipzig und Heidelberg.*
M. Sars (1863) Beskrivelse over nogle norske Polyzoer. *Forhandlinger i Videnskabs-Selskabet i Christiania.*
F. A. Smitt (1864 bis 1872) Kritisk förteckning öfver Skandinaviens Hafs-Bryozoer 1 bis 5. *Oefversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. Stockholm.*
F. A. Smitt (1865) Hafsbryozoernas utveckling och fettkroppar. *Akademiens Forhandlingar. Stockholm.*
C. Heller (1867) Die Bryozoen des adriatischen Meeres. *Verhandlungen der k.k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, Band 17.*

A. Hyatt (1866 bis 1868) Observations on Polyzoa, Suborder Phylactolaemata. *Proceedings Essex Institute, Volume 4 and 5.*

H. Nitsche (1868) Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der phylactolaemen Süßwasserbryozoen, insbesondere von Alcyonella fungosa Pall. *Inaugural-Dissertation. Berlin.*

P. H. MacGillivray (1869) Descriptions of some new Genera and Species of Australian Polyzoa. *Transactions of the Royal Society of Victoria, Volume 9, Part 2. Melbourne.*

H. Nitsche (1869) Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte einiger chilostomen Bryozoen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 20.*

A. Schneider (1869) Zur Entwicklungsgeschichte und systematischen Stellung der Bryozoen und Gephyreen. *Archiv für mikroskopische Anatomie.*

Wm. S. Kent (1870) On a New Polyzoon. »Victorella Pavida«, from the Victoria Docks. *Microscopical Journal N. S., Volume 10.*

K. B. Reichert (1870) Vergleichend anatomische Untersuchungen über Zoobotryon pellucidus (Ehrenberg). *Abhandlungen der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1869.*

Ed. Claparéde (1871) Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Seebryozoen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 21.*

A. Metzger (1871) Die wirbellosen Meerestiere der ostfriesischen Küste. *20. Jahresbericht der naturforschenden Gesellschaft zu Hannover.*

H. Nitsche (1871) Über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Flustra membranacea. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 21.*

H. Nitsche (1871) Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen: Über die Morphologie der Bryozoen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 21.*

A. Korotneff (1874) Evolutio gen. Paludicella. (*Russisch.*)

W. Salensky (1874) Untersuchungen an Seebryozoen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 24.*

G. H. Kirchenpauer (1875) Bericht über die Untersuchungsfahrt der »Pommerania« in der Nordsee. *Jahresbericht der Commission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere in Kiel, Jahrgang 2 und 3. Berlin.*

G. Busk (1876) Descriptions of some new Species of Polyzoa from Kerguelen's Island. *Annals and Magazine of Natural History, Ser. 4, Volume 17.*

E. Ehlers (1876) Hypophorella expansa. Ein Beitrag zur Kenntnis der minirenden Bryozoen. *Abhandlungen der Kgl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, Phys. Kl., Band 21.*

W. Repiachoff (1876) Zur Naturgeschichte der chilostomen Seebryozoen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 26.*

J. Barrois (1877) Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires. Imprimerie et Librairie De Six-Horemans. *Lille.*

L. Joliet (1877) Contributions à l'histoire naturelle des Bryozaires des Côtes de France. *Archives de zoologie expérimentale et générale, Band 6.*

Ch. W. Peach (1877) Observations on British Polyzoa. *Journal of the Linnean Society, Zoology, London, Volume 13.*

M. J. Barrois (1878) Du développement des Bryozoaires Chilostomes. *Comptes rendus des Séances de l'Académie des Sciences. Paris.*

J. Barrois (1879/80) Mémoire sur la Métamorphose des Bryozoaires. *Annales des Sciences Naturelles de Zoologie, Tome 13.*

G. Busk (1879) On recent Species of Heteropora. *The Journal of the Linnean Society, Zoology, London, Volume 14.*

A. W. Waters (1879) On the Occurence of Recent Heteropora. *Journal of the Royal Microscopical Society, Volume 2. London.*

A. W. Waters (1879) On the Bryozoa (Polyzoa) of the Bay of Naples. *Annals and Magazine of Natural History, Ser. 5, Volume 3.*

Th. Hincks (1880) A History of the British Marine Polyzoa. *2 Volumes. London.*

H. A. Nicholson (1880) On the Minute Structure of the Recent Heteropora neozelanica, Busk, and on the Relations of the Genus Heteropora to Monticulipora. *Annals and Magazine of Natural History, Ser. 5, Volume 6.*

A. W. Waters (1880) Note on the Genus Heteropora. *Annales and Magazine of Naturale History, Ser. 5, Volume 6.*

J. Jullien (1881) Note sur une nouvelle division des Bryozoaires cheilostomiens. *Bulletin de la Societé zoologique de France, Tome 6.*

S. O. Ridley (1881) Polyzoa. Account of the Zoological Collections made during the Survey of H. M. S. »Alert« in the Strait of Magellan and on the Coast of Patagonia. V. *Proceedings of the zoological Society, London.*

J. BARROIS (1882) Embryogénie des Bryozoaires. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, Tome 18. Paris.*

E. METSCHNIKOFF (1882) Vergleichend-embryologische Studien. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 37.*

J. F. WHITEAVES (1882) On a recent Species of Heteropora from the Strait of Juan de Fuca. *The American Journal of Science and Arts, Ser. 3, Volume 24. New Haven, Conn.*

P. H. MACGILLIVRAY (1883) Descriptions of New, or little Known, Polyzoa. *Transactions of the Royal Society of Victoria, Volume 19.*

A. C. HADDON (1883) On Budding in Polyzoa. *The Quarterly Journal of Microscopical Science, N. S., Volume 23. London.*

TH. HINCKS (1884) Report on the Polyzoa of the Queen Charlotte Islands. *Annals and Magazine of Natural History, Volume 13.*

W. J. VIGELIUS (1884) Die Bryozoen, gesammelt während der dritten und vierten Polarfahrt des »Willem Barents« in den Jahren 1880 und 1881. *Bijdragen tot de Dierkunde. Amsterdam.*

A. W. WATERS (1884) Closure of the Cyclostomatous Bryozoa. *The Journal of the Linnean Society, Volume 17.*

J. MURDOCH (1885) Bryozoen. *Report of the International Polar-Expedition to Point Barrow, Alaska. Washington.*

A. OSTROUMOFF (1885) Note sur métamorphose du Cyphonautes. *Zoologischer Anzeiger, Band 8.*

J. BARROIS (1886) Mémoire sur la métamorphose de quelques Bryozoaires. *Annales des Sciences naturelles, Sér. 7, Tome 1. Paris.*

G. BUSK (1886) Report on the Polyzoa. *Part 2. Report on the Scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873—76. Zoology. Volume 17.*

TH. HINCKS (1886, 1887) The Polyzoa of the Adriatic: a Supplement to Prof. Heller's: Die Bryozoa des Adriatischen Meeres, 1867. *Annales and Magazine of Natural History, Volume 17 and 19.*

L. JOLIET (1886) Recherches sur la blastogénèse. *Archives de zoologie expérimentale et générale, Sér. 2, Tome 4.*

L. VON LORENZ (1886) Bryozoen. *Die österreichische Polarstation Jan Mayen. Beobachtungsergebnisse, herausgegeben von der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, Band 3.*

A. OSTROUMOFF (1886/87) Zur Entwicklungsgeschichte der cyclostomen Seebryozoen. *Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, Band 7.*

W. J. VIGELIUS (1886) Zur Ontogenie der marinen Bryozoen. *Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel, Band 6.*

P. H. MACGILLIVRAY (1887) A Catalogue of the Marine Polyzoa of Victoria. *Proceedings of the Royal Society of Victoria, Volume 23.*

S. F. HARMER (1887) Sur l'Embryogénie des Bryozoaires Ectoproctes. *Archives de Zoologie expérimentale et générale, Sér. 2, Tome 5.*

J. KAFKA (1887) Die Süßwasserbryozoen Böhmens. *Archiv für naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen, Band 6.*

ST. O. RIDLEY (1887) On the characters of the genus Lophopus ... *Journal of the Linnean Society London (Zool.), Volume 20.*

M. VERWORN (1887) Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserbryozoen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 46.*

W. J. VIGELIUS (1887) Zur Morphologie der marinen Bryozoen. *Zoologischer Anzeiger, Jahrgang 10.*

A. W. WATERS (1887) Bryozoa from New South Wales, North Australia. III. Cyclostomata. *Annals and Magazine of Natural History, Ser. 5, Volume 20.*

L. KRAEPELIN (1887 und 1899) Die Deutschen Süßwasserbryozoen. I. Anatomisch-systematischer Teil. II. Entwicklungsgeschichtlicher Teil. *Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg, Band 10 und 12.*

W. FREESE (1888) Anatomisch-histologische Untersuchung von Membranipora pilosa L. ... *Archiv für Naturgeschichte, Jahrgang 54.*

J. JULLIEN (1888) Sur la sortie et la rentrée du polypide dans les zooecies chez les Bryozoaires cheilostomiens. *Bulletin de la Société zoologique de France, Tome 13.*

J. JULLIEN (1888) Mission scientifique du Cap Horn (1882—1883), Bryozoaires. *Tome 6, Zoologie.*

R. KIRKPATRICK (1888) Polyzoa from Port Philip. *Annals and magazine of natural history, Ser. 6, Volume 2.*

R. KIRKPATRICK (1888—1890) II. Report upon the Hydrozoa and Polyzoa collected by P. W. Bassett-Smith, during the Survey of the Tizard and Macclesfield Banks, in the China Sea, by H. M. S. »Rambler«. *Annals and Magazine of Natural History, Volume 5, 6.*

W. J. VIGELIUS (1888) Zur Ontogenie der marinen Bryozoen. *Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel, Band 8.*

A. W. Waters (1888) On some Ovicells of Cyclostomatous Bryozoa. *Journal of the Linnean Society, Zoology, Volume 20.*

K. Chworostansky (1889) Die Bryozoen der Solowetzki-Inseln. *Travaux de la Société des naturalistes de Leningrad, Tome 20. (Russisch.)*

A. Dendy (1889) On the Anatomy of an arenaceous Polyzoon. *Proceedings of the Royal Society of Victoria, Volume 1.*

E. C. Jelly (1889) A Synonymic Catalogue of the recent Marine Polyzoa including Fossil Synonyms. *London.*

J. Jullien (1889) Monographie des Bryozoaires d'eau douce. *Bulletin de la Société zoologique de France, Volume 10, Paris.*

A. Korotneff (1889) Zur Frage der Entwicklung der Süßwasserbryozoen. (Russisch.) *Kiew.*

A. W. Waters (1889) On the Ovicells of some Lichenoporae. *Journal of the Linnean Society, Zoology, Volume 20.*

F. Braem (1890) Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers. *Bibliotheca zoologica, Heft 6.*

C. B. Davenport (1890) Cristatella: the Origin and Development of the Individual in the Colony. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, Volume 20, Number 4. Cambridge, Mass., U.S.A.*

S. F. Harmer (1890) On the origin of the embryos in the ovicells of Cyclostomatous Polyzoa. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society, Volume 7. Cambridge 1892.*

F. Müller (1890) Das Colonialnervensystem der Moostiere. *Troschel's Archiv für Naturgeschichte, Band 1.*

A. Ortmann (1890) Die japanischen Bryozoen. *Archiv für Naturgeschichte, Band 56.*

H. Prouho (1890) Recherches sur la larve de la Flustrella hispida, structure et métamorphose. *Archiv de Zoologie expérimentale et générale (2), Tome 8.*

O. Seeliger (1890) Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 50.*

C. J. Cori (1890) Ueber die Nierenkanälchen der Bryozoen. *Lotos Band XI, Seite 1 bis 18, 1 Tafel.*

C. B. Davenport (1891) Observations on budding in Paludicella and some other Bryozoa. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College in Cambridge, Volume 22.*

S. F. Harmer (1891) On the British species of Crisia. *Quarterly Journal of microscopical Science, N. S., Volume 32.*

G. M. R. Levinsen (1891) Polyzoa. *Det videnskabelege Udbytte af Kanonbaaden »Hauchs« Togter, 1883—86, IV. Copenhagen.*

A. Oka (1891) Observations on Fresh-water Polyzoa. *Journal of the College of Science, Imperial University of Tokyo, Volume 4.*

F. Braem (1892) Die Keimblätter der Bryozoenknospe. *Zoologischer Anzeiger Nummer 387.*

C. B. Davenport (1892) The germ-layers in Bryozoan buds. *Zoologischer Anzeiger Nummer 396.*

S. F. Harmer (1892) On the nature of excretory processes in marine Polyozoa. *The Quarterly Journal of microscopical Science, Volume 33.*

A. Korotneff (1892) Myxosporidium bryozoides. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 53.*

I. Namias (1892) Su alcune forme Briozoarie del Mare Rosso. *Atti della Società dei Naturalisti di Modena, Serie 3, Tomo 11.*

H. Prouho (1892) Contribution à l'histoire des Bryozoaires. *Archives de zoologie expérimentale et générale (2), Tome 10.*

A. W. Waters (1892) Observations on the Gland-like Bodies in the Bryozoa. *The Journal of the Linnean Society, Zoology, Volume 24.*

F. Blochmann (1893) Über die Anatomie und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Brachiopoden. *Archiv des Vereins der Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg, Jahrgang 46 (1892).*

C. J. Cori (1893) Die Nephridien der Cristatella. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 55.*

J. E. Duerden (1893) On some new and rare Irish Polyzoa. *Proceedings of the Royal Irish Academie, Ser. 3, Volume 3.*

E. Ehlers (1893) Zur Morphologie der Bryozoen. *Nachrichten von der königlichen Gesellschaft der Wissenschaften und der Georg-August-Universität zu Göttingen, Nummer 12.*

S. F. Harmer (1893) On the occurence of embryonic fission in Cyclostomatous Polyzoa. *The Quarterly Journal of microscopical science, Volume 34.*

G. M. R. Levinson (1894) Mosdyr. *Zoologia Danica, Heft 9, Afd. 1. Kopenhagen.*

M. Meissner (1894) Beitrag zur Kenntnis der geographischen Verbreitung der Bryozoengattung Plumatella in Afrika. *Zoologischer Anzeiger, Band 16.*

A. Ortmann (1894) Bryozoen. Beiträge zur Fauna der südöstlichen und östlichen Nordsee. *1. Teil, 3. Wissenschaftliche Untersuchungen herausgegeben von der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere und der Biologischen Anstalt auf Helgoland, Neue Folge, Band 1.*

A. W. Waters (1894) On Mediterranean and New-Zealand Reteporae and a Fenestrate Bryozoa. *Journal of the Linnean Society, Volume 25.*

S. F. Harmer (1895) On the Development of Lichenopora verrucaria. *Proceedings of the Royal Society, Volume 59. London 1896.*

M. Meissner (1895) Moostierchen in Deutsch-Ostafrika. *Die Tierwelt Ost-Afrikas, Band 4. Berlin.*

A. Oka (1895) On the nephridium of Phylactolaematous Polyzoa. *Zoological Magazine, Volume 7. Tokyo.*

A. Oka (1895) On the so-called Excretory organ of Freshwater-Polyzoa. *Journal of the College of Science Imperiale University Tokyo, Volume 8, Part 2.*

F. Braem (1896) Die geschlechtliche Entwicklung von Paludicella ehrenbergii. *Zoologischer Anzeiger, Band 19.*

S. F. Harmer (1896) On the development of Lichenopora verrucaria Fabr. *The Quarterly Journal of microscopical Science, N. S., Volume 39.*

S. F. Harmer (1896) Notes on Cyclostomatous Polyzoa. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society, Volume 9. Cambridge 1898.*

A. Hennig (1896) Bryozoer fra Westgrönland. *Oefversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar, Nummer 5. Stockholm.*

A. W. Waters (1896) Interzooecial Communication in Flustridae, and notes on Flustra. *Journal of the Royal Microscopical Society.*

C. Wesenberg-Lund (1896) Biologiske Studier over Ferskvandsbryozoer. *Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjobenhavn (5), Volume 8.*

O. Bidenkap (1897) Bryozoen von Ostspitzbergen. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik der Tiere, Band 10.*

F. Braem (1897) Die geschlechtliche Entwicklung von Plumatella fungosa. *Bibliotheca zoologica, Heft 23.*

S. F. Harmer (1897) Note of new or rare British Marine Polyzoa. *Journal of the Marine Biological Association, N. S., Volume 5.*

M. Meissner (1897) Weiterer Beitrag zur Kenntnis der geographischen Verbreitung der Süßwasserbryozoengattung Plumatella. *Zoologischer Anzeiger, Band 20.*

L. Calvet (1898) Sur le développement et la structure de la larve de quelques Bryozoaires Cheilostomes. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Tome 127.*

L. Calvet (1898) Sur l'origine du polypide des Bryozoaires Ectoproctes marins. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences, Tome 127. Paris.*

S. F. Harmer (1898) On the development of Tubulipora, and on some British and Northern Species of this Genus. *The Quarterly Journal of microscopical Science, Volume 41.*

E. Lönnberg (1898) Undersökningar Rörande Öresunds Djurlif. *Meddelanden från Kongl. Landtbruksstyrelsen Nummer 43.*

A. W. Waters (1898) Observations on Membraniporidae. *Journal of the Linnean Society, Volume 26.*

K. M. Levander (1899) Materialien zur Kenntnis der Wasserfauna in der Umgebung von Helsingfors, mit besonderer Berücksichtigung der Meeresfauna ... *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica, Volume 17.*

A. W. Waters (1899) II. Bryozoa from Madeira. *Journal of the Linnean Society.*

O. Bidenkap (1900) Die Bryozoen. 1. Teil. Die Bryozoen von Spitzbergen und König-Karls-Land. *Fauna arctica, Band 1.*

L. Calvet (1900) Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins. *Travaux de l'institut de zoologie de l'Université de Montpellier et de la Station de Cette, N. S., Mémoires Nummer 8.*

C. B. Davenport (1900) On the variation of the Statoblasts of Pectinatella magnifica from Lake Michigan, at Chicago. *The American Naturalist, Volume 34.*

S. F. Harmer (1900) A Revision of the Genus Steganoporella. *The Quarterly Journal of microscopical Science, Volume 43.*

S. F. Harmer (1900) On the Structure and Classification of the Cheilostomatous Polyzoa. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society, Volume 11, Part 1.*

F. Ladewig (1900) Über die Knospung der ektoprokten Bryozoen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 117.*

O. Nordgaard (1900) Den Norske Nordhavs-Expedition 1876—1878. *Zoologi.* Polyzoa. *Christiania.*

Miß A. ROBERTSON (1900) The Bryozoa. Papers from the Harriman Alasca Expedition. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences, Volume 11.*

A. W. WATERS (1900) Bryozoa from Franz-Josef-Land, collected by the Jackson-Harmsworth Expedition 1896—1897. *Journal of the Linnean Society, Volume 28.*

S. F. HARMER (1901) Adress Read by the President. *Transactions of the Norfolk and Norwich Naturalists Society, Volume 7.*

K. SCHULZ (1901) Untersuchungen über den Bau der Bryozoen mit besonderer Berücksichtigung der Exkretionsorgane. *Archiv für Naturgeschichte, Jahrgang 67.*

K. A. ANDERSSON (1902) Bryozoen während der schwedischen Expeditionen 1898 und 1899 ... gesammelt. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung Systematik, Geographie und Biologie der Tiere, Band 15.*

L. CALVET (1902) Bryozoaires Marins des Côtes de Corse. *Travaux de l'Institut de Zoologie de l'Université de Montpellier, Série 2, Memoire 12.*

G. M. R. LEVINSEN (1902) Studies on Bryozoa. *Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjobenhavn.*

S. F. HARMER (1903) On the Morphology of the Cheilostomata. *The Quarterly Journal of microscopical Science (2), Volume 46.*

J. JULLIEN & L. CALVET (1903) Bryozoaires provenant des Campagnes de l'Hirondelle (1886—1888). *Résultats des Campagnes scientifiques accomplies sur son Yacht par Albert Ier, Fasc. 23. Monaco.*

A. ROBERTSON (1903) Embryology and embryonic fission in the genus Crisia. *Univeristy of California Publications, Volume 1.*

L. CALVET (1904) Bryozoen. *Hamburger Magalhaensische Sammelreise. Hamburg.*

L. CALVET (1904) La distribution géographique des Bryozoaires et la théorie de la bipolarité. *Comptes rendus hedbomadaires des Séances de l'Académie des Sciences Paris, Tome 138.*

C. CHIRICA (1904) Notes sur les Bryozoaires de la Roumanie. *Annales scientifiques de l'Université de Jassy, Tome 3.*

C. B. DAVENPORT (1904) Report on the fresh-water Bryozoa of the United States. *Proceedings of the United States National Museum, Volume 27.*

G. RETZIUS (1904, 1905) Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. I. Alcyonidium gelatinosum. *Biologische Untersuchungen (N. F.), Band 11 (1).* — II. Flustra foliacea. *Ebenda Band 12 (9). Stockholm und Jena.*

CH. F. ROUSSELET (1904) On a new fresh-water polyzoon from Rhodesia, Lophopodella thomasi gen. et sp. nov. *Journal of the Quekett microscopical Club, London, Ser. 2, Volume 9.*

A. WATERS (1904) Bryozoa from Franz-Josef-Land, collected by the Jackson-Harmsworth Expedition, 1896—1897. Part II: Cyclostomata, Ctenostomata, and Endoprocta. *Journal of the Linnean Society, Zoology, Volume 29. London 1903—1906.*

A. WATERS (1904) Bryozoa. *Expedition Antarctique Belge. Rés. Voyage Belgica. 1897—1898—1899. Rapp. sient. Zool. Anvers.*

E. R. CUMINGS (1905) Development of Fenestella. *American Journal of Science, Volume 20.*

A. W. WATERS (1905) Bryozoa from near Cap Horn. *Journal of the Linnean Society, Zoology, Volume 29.*

N. ANNANDALE (1906) 8. Notes on the Freshwater Fauna of India. No. II. The Affinities of Hislopia. *Journal and Proceedings, Asiatic Society of Bengal, N. S., Volume 2.*

K. BONNEVIE (1906) Physiologische Polyspermie. *Archiv for Mathematik og Naturvidenskab, Band 27. Kristiania.*

H. KLUGE (1906) Ergänzungsbericht der Bryozoen der »Olga«-Expedition. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Neue Folge, Band 8. Helgoland.*

H. KUPELWIESER (1906) Untersuchungen über den feineren Bau und die Metamorphose des Cyphonautes. *Bibliotheca zoologica, Band 19.*

R. M. PACE (née CLARK) (1906) On the early development of Flustrella hispida (Fabr.) ... *The Quarterly Journal of Microscopical Science (N. S.) Volume 50.*

G. RETZIUS (1906) Die Spermien der Bryozoen. *Biologische Untersuchungen, Band 13.*

O. RÖMER (1906) Untersuchungen über die Knospung, Degeneration und Regeneration von einigen marinen ectoprocten Bryozoen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 84.*

O. SEELIGER (1906) Über die Larven und Verwandtschaftsbeziehungen der Bryozoen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 84.*

S. SILBERMANN (1906) Untersuchungen über den feineren Bau von Alcyonidium mytili. *Archiv für Naturgeschichte, Jahrgang 72.*

N. ANNANDALE (1907) Notes on the Freshwater Fauna of India. Nr. XII. The Polyzoa occurring in Indian Fresh and Brackish Pools. *Journal and Proceedings, Asiatic Society of Bengal, N. S., Volume 2.*

K. Bonnevie (1907) Untersuchungen über Keimzellen. II. Physiologische Polyspermie bei Bryozoen. *Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft, Band 42 (neue Folge Band 35).*

H. Kluge (1907) Zur Kenntnis der Bryozoen von Westgrönland. *Annuaire du Musée zoologique St. Pétersbourg, Tome 2.*

H. Kluge (1907) Zur Kenntnis der Bryozoen des Weißen Meeres. *Annuaire du Musée zoologique St. Pétersbourg, Tome 2.*

G. M. R. Levinsen (1907) Sur la Régénération totale des Bryozoaires. *Académie Royale des Sciences ... de Danemark, Nummer 4.*

A. Oka (1907) Zur Kenntnis der Süßwasserbryozoenfauna von Japan. *Annotationes zoologicae Japonenses, Band 6.*

C. Wesenberg-Lund (1907) On the occurrence of Fredericella sultana and Paludicella Ehrenbergii in Greenland. *Meddelelser om Grönland, Volume 34.*

F. Braem (1908) Die geschlechtliche Entwicklung von Fredericella sultana nebst Beobachtungen über die weitere Lebensgeschichte der Kolonien. *Bibliotheca zoologica, Band 20.*

F. Braem (1908) Die Spermatozoen der Süßwasserbryozoen. *Zoologischer Anzeiger, Band 32.*

F. Braem (1908) Die Spermatozoen von Paludicella und Triticella. *Zoologischer Anzeiger, Band 33.*

K. M. Levander (1908) Zur Kenntnis der Verbreitung der Süßwasser-Bryozoen in Finnland. *Meddelanden af Societas pro Fauna et Flora Fennica 34. Helsingfors.*

K. Loppens (1908) Les Bryozoaires d'eau douce. *Annales de biologie lacustre, Tome 3. Bruxelles.*

A. Oka (1908) Über eine neue Gattung von Süßwasserbryozoen (Stephanella n. g.). *Annotationes zoologicae Japonenses, Volume 6.*

A. Robertson (1908) XX. The incrusting Chilostomatous Bryozoa of the West Coast of North America. *University of California Publications in Zoology, Volume 4.*

R. Hartmeyer (1909) Bryozoen. *Süßwasserfauna Deutschlands von A. Brauer, Heft 19. Gustav Fischer, Jena.*

F. Hennegue (1909) Sur un épithélium à fibres musculaires striées. *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Tome 148.*

G. M. R. Levinsen (1909) Morphological and Systematic Studies on the Cheilostomatous Bryozoa. *Kopenhagen.*

A. M. Norman (1909) The Polyzoa of Madeira and neighbouring Islands. *Journal of the Linnean Society, Zoology, Volume 30.*

G. Retzius (1909) Weiteres zur Kenntnis der Spermien der Bryozoen (Scrupocellaria reptans). *Biologische Untersuchungen, Band 14 (7).*

G. Ulmer (1909) Süßwasser-Bryozoen von Äquatorial-Afrika. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1907—1908, Band 4, Zoologie.*

A. W. Waters (1910) The Bryozoa. Part II. Cyclostomata, Ctenostomata and Endoprocta. Reports on the Marine Biology of the Sudanese Red Sea. *The Journal of the Linnean Society, Zoology, Volume 31.*

A. Zschiesche (1909) Untersuchungen über die Metamorphose von Alcyonidium mytili. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung Anatomie und Ontologie, Band 28.*

N. Annandale (1910) Materials for a revision of the Phylactolaematous Polyzoa of India. *Records of the Indian Museum, Volume 5, Part 1. Calcutta.*

W. von Buddenbrock (1910) Beiträge zur Entwicklung der Statoblasten der Bryozoen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 96.*

K. Loppens (1910) Catalogue des Bryozoaires d'eau douce avec note sur Victorella pavida. *Annales de la Société royale zoologique et malacologique de Belgique, Volume 44. Bruxelles.*

G. Retzius (1910) Weitere Beiträge zur Kenntnis der Spermien. Die Spermien der Bryozoen. Alcyonidium. *Biologische Untersuchungen, Neue Folge, Band 15.*

Miß A. Robertson (1910) The Cyclostomatous Bryozoa of the West Coast of North America. *University of California Publications of Zoology, Volume 6.*

O. Schröder (1910) Eine neue Mesozoenart (Buddenbrockia plumatellae n. g. nsp.) aus Plumatella repens L. und Pl. fungosa Pall. *Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse.*

V. Willem (1910) Les »Nephridies« des Bryozoaires phylactolémides. *Association française pour l'avancement des sciences. s. Comptes-rendus de la 38e session. Paris.*

N. Annandale (1911) The Fauna of British India, ... Fresh-water Sponges, Hydroids and Polyzoa. Part III. Freshwater Polyzoa. *London.*

N. Annandale (1911) Systematic Notes on the Ctenostomatous Polyzoa of Fresh-Water. *Records of the Indian Museum, Volume 6. Calcutta.*

F. BRAEM (1911) Bryozoen und deren Parasiten. Beiträge zur Kenntnis der Fauna Turkestans ... VII. *Travaux de la Société des Naturalistes de St. Pétersbourg, Tome 42, Fasc. 2, I. Sect. Zool., Physiol. Pétersbourg.*

F. BRAEM (1911) Pterobranchier und Bryozoen. *Zoologischer Anzeiger, Band 38.*

F. BRAEM (1911) Die Variation bei den Statoblasten von Pectinatella magnifica. *Archiv für Entwicklungs-Mechanik, Band 32.*

L. CALVET (1911) Diagnoses de quelques espèces nouvelles de Bryozoaires Cyclostomes, provenant des Campagnes scientifiques accomplies par S. A. S. le Prince de Monaco ... (1889—1910). *Bulletin de l'Institut Océanographique Nummer 215.*

H. LOHMANN (1911) IX. Die Cyphonautes der nordischen Meere. *Nordisches Plankton, Lieferung 11. Kiel und Leipzig.*

C. M. MALPESTONE (1911) Polyzoa. Supplement. The Results of Deep-Sea Investigations in the Tasman Sea. *The Expedition of H. M. C. S. »Miner«. Records of the Australian Museum, Volume 8. Sidney.*

A. R. NICHOLS (1911) Polyzoa from the Coasts of Ireland. *Fisheries, Ireland, Scientific Investigations.*

J. AGATZ (1912) Knospung und Regeneration bei den Bryozoen. *Dissertation. Bamberg.*

N. ANNANDALE (1912) Part II. Systematik and geographical notes on the Sponges and Polyzoa. *Records of the Indian Museum, Volume 7. Calcutta.*

N. ANNANDALE (1912) XV. Fauna symbiotica Indica. Nr. 3. Polyzoa associated with certain gangetic Tortoises. *Records of the Indian Museum, Volume 7. Calcutta.*

N. ANNANDALE & ST. KEMP (1912) Observations on the Invertebrate Fauna of the Kumaon Lake. With Specialreference to the Sponges and Polyzoa. *Records of the Indian Museum, Volume 7. Calcutta.*

M. G. BARROSO (1912) Briozoos da la Estación de Biología marítima de Santander. *Trabajos sel Museo de Ciencias Naturales, Nummer 5.*

F. BRAEM (1912) Nachträgliches über die Variation der Statoblasten von Pectinatella. *Archiv für Entwicklungsmechanik, Band 35.*

F. BRAEM (1912) Die Keimung der Statoblasten von Pectinatella und Cristatella. *Bibliotheca zoologica, Heft 67.*

G. GUÉRIN-GANIVET (1912) Contributions a l'Étude des Bryozoaires des côtes armoricaines. *Travaux scientifiques du Laboratoire de Zoologie et de Physiologie Maritimes de Concarneau, Tome 4.*

RAFFAELE ISSEL (1912) Biologia neritica mediterranea. Il bentos animale delle foglie di Posidonia studiato dal punto di vista bionomica. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere, Band 33.*

G. M. R. LEVINSEN (1912) Studies on the Cyclostomata Operculata. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter, 7. Raekke, Naturv. og Math., Afd. X, 1. Copenhagen.*

O. NORDGAARD (1912) Duc D'Orléans Campagne Arctique de 1907. Bryozoaires. *Bruxelles.*

R. C. OSBURN (1912) The Bryozoa of the Woods Hole Region. *Bulletin of the United States Bureau of Fisheries, Volume 30. Washington.*

O. SCHRÖDER (1912) Weitere Mitteilungen zur Kenntnis der Buddenbrockia Plumatellae Ol. Schröder. *Verhandlungen des naturhistorisch-medizinischen Vereins in Heidelberg, Neue Folge, Band 11.*

F. BRAEM (1913) Die Keimung der Statoblasten von Pectinatella und Cristatella. *Zoologica, Band 26.*

A. GERWERZHAGEN (1913) Untersuchungen an Bryozoen. (Vorläufige Mitteilung.) *Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, Math.-naturwiss. Klasse, Abt. B, Jahrgang 1913.*

A. GERWERZHAGEN (1913) Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. 1. Das Nervensystem von Cristatella mucedo Cuv. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 107.*

S. F. HARMER (1913) The Polyzoa of Waterworks. *Proceedings of the Zoological Society of London.*

A. P. HENCHMAN & C. B. DAVENPORT (1913) Clonal variation in Pectinatella. *The American Naturalist, Volume 47.*

E. HERWIG (1913) Beiträge zur Kenntnis der Knospung bei den Bryozoen. *Inaugural-Dissertation. Marburg.*

F. BRAEM (1914) Die Knospung von Paludicella. *Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde, Band 9.*

H. KLUGE (1914) Die Bryozoen der Deutschen Südpolar-Expedition 1901—1903. *Deutsche Südpolar-Expedition, Band 15, Zoologie 7. Berlin.*

W. Michaelsen (1914) Beiträge zur Kenntnis der Land- und Süßwasserfauna Deutsch-Südwestafrikas. *Ergebnisse der Hamburger deutsch-südwestafrikanischen Studienreise 1911. Hamburg, L. Friedrichsen.*
A. Müller (1914) Histologie des Darmtraktes und Spermatogenese der Plumatella polymorpha Krpl. *Festschrift des Siebenbürgischen Naturwissenschaftlichen Vereins, Hermannstadt, Band 65. Hermannstadt.*
O. Schröder (1914) Beiträge zur Kenntnis einiger Microsporidien. *Zoologischer Anzeiger, Band 43.*
A. W. Waters (1914) Bryozoa. — Cyclostomata, Ctenostomata and Endoprocta. *The Marine Fauna of British East Africa and Zanzibar etc. Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society of London, Part 3.*
S. F. Harmer (1915) The Polyzoa of the Siboga-Expedition. XXVIIIa, Part I. Entoprocta, Ctenostomata and Cyclostomata. *Leyden.*
E. Herwig (1915) Die Avicularien von Bugula flabellata. *Archiv für Naturgeschichte, Jahrgang 81, Abteilung A.*
N. Annandale (1916) Zoological results of a tour in the Far East. Polyzoa, Entoprocta and Ctenostomata. *Memoirs of the Asiatic Society of Bengal, Volume 6.*
A. W. Waters (1916) Some Species of Crisia. *Annals and Magazine of Natural History, Ser. 8, Volume 18.*
H. Friedl (1917/18) Bryozoa der Adria. *Zoologischer Anzeiger, Band 49.*
P. Buchner (1918) Über totale Regeneration bei cheilostomen Bryozoen. *Biologisches Zentralblatt, Band 38.*
O. Nordgaard (1918) Bryozoa from the Arctic-Regions. *Tromsö Museums Aarshefter, Band 40.*
A. W. Waters (1918) Bryozoa. Some Collections of the Littoral Marine Fauna of the Cape Verde Islands. *Journal of the Linnean Society, Volume 34.*
N. Annandale (1919) Hydrozoa and Polyzoa of Seistan. *Records of the Indian Museum, Volume 18, Part II. Calcutta.*
E. Marcus (1920) Mittelmeer-Bryozoen aus der Sammlung des zoologischen Museums zu Berlin. *Sitzungsberichte naturforschender Freunde, Berlin, Nummer 2.*
E. Hentschel (1921) Über den Bewuchs auf den treibenden Tangen der Sargassosee. *Mitteilungen aus dem zoologischen Museum in Hamburg, Band 38.*
E. Marcus (1921) Über die Verbreitung der Meeresbryozoen. *Zoologischer Anzeiger, Band 53.*
E. Marcus (1921) Indo-Pacifische Bryozoen aus dem Riks-Museum in Stockholm. *Arkiv för Zoologi utgivet av k. Svenska Vetenskapsakademien, Band 14.*
E. Marcus (1921) Bryozoen von den Juan-Fernandez-Inseln. *The Natural History of Juan Fernandez and Easter Island, Volume 3, Zoology. Uppsala.*
E. Marcus (1921) Results of Dr. E. Mjöbergs Swedish Scientific Expeditions to Australia 1910—13. XXIV. Bryozoen. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Band 61.*
Y. Okada (1921) Notes on some Japanese Chilostomatous Bryozoa. *Annotationes Zoologicae Japonenses, Volume 10. Tokyo.*
R. C. Osburn (1921) Bryozoa as food for other animals. *Science New York, Volume 53.*
F. Otto (1921) Studien über das Regulationsvermögen einiger Süßwasserbryozoen. *Archiv für Entwicklungsmechanik, Band 47.*
G. Zirpolo (1921) Sullo sviluppo del Zoobotryon pellucidum Ehrbg. *Rendiconto della dodicesima assemblea ordinaria e del Convegno dell'Unione Zoologica Italiana in Trieste 1921.*
G. Zirpolo (1921) Ricerche sulla regenerazione del Zoobotryon pellucidum Ehrbg. *Bollettino della Società di Naturalisti in Napoli, Band 33.*
N. Annandale (1922) Polyzoa in the Colombo Waterworks. *Spolia Zeylanica, Volume 12. Colombo.*
M. G. Barroso (1922) Notas sobre Briozoos Marinos Españoles X. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Tome 22.*
R. S. Bassler (1922) The Bryozoa or Moss Animals. *Report Smithsonian Institution Washington for 1920.*
F. Canu & R. S. Bassler (1922) Studies on the Cyclostomatous Bryozoa. *Proceedings of the United States National Museum, Volume 61. Washington.*
E. Marcus (1922) Südafrikanische Bryozoen aus der Sammlung des Gothenburger Museums nebst 1 westafrikan. Species. *Meddelanden från Göteborgs Musei Zoologiska Avdelning, 15.*
G. Zirpolo (1922) Contributo alla conoscenza del'ciclo biologico del Zoobotryon pellucidum Ehrbg. *Monitore zoologico Italiano, Tomo 32.*
G. Zirpolo (1922) Sul ringiovanimento dei rami coloniali del Zoobotryon pellucidum Ehrbg. *Archivio zoologico italiano, Napoli, Tomo 10.*
F. Borg (1923) On the Structure of Cyclostomatous Bryozoa. *Arkiv för Zoologi, Band 15. Stockholm.*

CH. H. O'DONOGHUE & E. O'DONOGHUE (1923) A Preliminary List of Polyzoa (Bryozoa) from the Vancouver Island Region. *Contributions to Canadian Biology, N. S., Volume 1. Toronto.*

S. F. HARMER (1923) On Cellularine and other Polyzoa. *Linnean Society's Journal, Volume 35.*

E. MARCUS (1923) Hydrostatik bei Meeresbryozoen. *Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft, Band 28.*

Y. OKADA (1923) On a Collection of Bryozoa from the Straits of Corea. *Annotationes Zoologicae Japonenses, Volume 10.*

G. ZIRPOLO (1923) Sull'azione delle basse temperature sullo svilluppo del Zoobotryon pellucidum Ehrbg. *Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli, Tomo 35.*

G. ZIRPOLO (1923) Sulla genesi delle colonie primaverili del Zoobotryon pellucidum Ehrbg. *Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli, Tomo 35.*

G. ZIRPOLO (1923) Ricerche sul rapporto fra sostanza blastogena e sviluppo dei rami coloniali nel Zoobotryon pellucidum Ehrbg. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli, Tomo 4.*

G. ZIRPOLO (1923) Le restituzioni dei rami coloniali del Zoobotryon pellucidum Ehrbg. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli, Tomo 5.*

F. BORG (1924) On the remarkable Species of Cyclostomatous Bryozoa. 1. On the Crisiella producta. *Götborgs Kongl. Vetenskaps och Vitterhets samhälles Handlingar, 4de Följd. XXVIII, 4.*

P. BUCHNER (1924) Studien über den Polymorphismus der Bryozoen. 1. Anatomische und systematische Untersuchungen an japanischen Reteporiden. *Zoologische Jahrbücher, Band 48, Systematik.*

CH. H. O'DONOGHUE (1924) The Bryozoa (Polyzoa) collected by the S. S. »Pickle«. *Union of S. Africa. Fisheries and Marine Biology Surv. Rep. Number 3. Cape Town.*

M. PRENANT & G. TEISSIER (1924) Notes éthologiques sur la Faune Marine Sessile des environs de Roscoff Cirripèdes, Bryozoaires, Hydraires. *Travaux de la Station Biologique de Roscoff, Fascicule 2.*

A. W. WATERS (1924) The ancestrula of Membranipora pillosa L. and of the other Cheilostomatous Bryozoa. *Annals and magazine of natural history (9), Volume 14.*

G. ZIRPOLO (1924) Lo sviluppo dei rami coloniali del »Zoobotryon verticillatum« (Delle Chiaje) in rapporto alle variazioni di temperatura. *Atti della Pontifica Accademia Romana dei Nuovi Lincei, Anno 77.*

G. G. ABRICOSSOFF (1925) The materials for the fauna of the Bryozoa of the government of Moscow. *Arbeiten der Biologischen Station Kossino, Lieferung 2. Moskau.*

J. BARROIS (1925) Études complementaires sur la Métamorphose des Bryozoaires. *Annales des Sciences Naturelles, Séries Botanique et Zoologie, Série 10, Tome 8.*

F. CANU et R. S. BASSLER (1925, 1928) Les Bryozoaires du Maroc e de Mauritanie. *Mémoires de la Société des Sciences Naturelles du Maroc, Nummer 10, Tome 18.*

CH. H. O'DONOGHUE (1925) Notes on certain Bryozoa in the Collection of the University of Washington. *Publications Puget Sound Biological Station, Volume 5.*

CH. H. O'DONOGHUE & E. O'DONOGHUE (1925) List of Bryozoa from the Vicinity of Puget Sound. *Publications of the Puget Sound Biological Station, Volume 5.*

H. FRIEDL (1925) Koloniebildung, Besiedlung und Wachstum bei marinen Bryozoen. *Arbeiten aus dem zoologischen Institut der Universität Innsbruck, Band 2.*

E. MARCUS (1925) Bryozoa. *P. Schulze, Biologie der Tiere Deutschlands, Lieferung 14. Berlin.*

E. MARCUS (1925) Über Stirpariella mortenseni und das Genus Stirpariella. *Videnskabelige Meddelelser fra den Naturhist. Forening i Kjøbenhavn, Band 81.*

E. MARCUS (1925) Über Victorella symbiotica Rouss. (Ektoprocta, Gymnolaemata, Ctenostomata). *Zoologischer Anzeiger, Band 62.*

M. W. PALTISCHIKOWA-OSTROUMOVA (1925) Kurze Bemerkung über den Ovidukt bei den Bryozoen. *Zoologischer Anzeiger, Band 65.*

G. G. ABRICOSSOFF (1926) Notes about the Bryozoa collected by the North Caucasus hydrobiological station in Persia. *Travaux de la station biologique du Caucase du Nord, Tome 1, Fascicule 2. Vladicaucase.*

F. BORG (1926) On Body-wall in Bryozoa. *Quarterly journal of microscopical science, N. S., Volume 70.*

F. BORG (1926) Moostierchen oder Bryozoen (Ectoprocta). *F. Dahl, Die Tierwelt Deutschlands... Teil 17. Jena, Gustav Fischer.*

F. BORG (1926) Studies on recent Cyclostomatous Bryozoa. *Zoologiska Bidrag från Uppsala, Band 10.*

F. Canu & R. S. Bassler (1926) Studies on the Cyclostomatous Bryozoa. *Proceedings of the United States National Museum, Volume 67. Washington.*

R. Despax (1926) Bryozoaires rencontrés dans quelques lacs Pyrénéens. *Bulletin société d'histoire naturelle de Toulouse, Tome 54.*

Ch. H. O'Donoghue & E. O'Donoghue (1926) A second List of Bryozoa (Polyzoa) from the Vancouver Island Region. *Contributions to Canadian Biology and Fisheries, Volume 3. Toronto.*

E. Marcus (1926) Beobachtungen und Versuche an lebenden Süßwasserbryozoen. *Zoologische Jahrbücher, Band 52, Systematik.*

E. Marcus (1926) Bryozoa. *G. Grimpe, Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Teil 7,* C_1.

E. Marcus (1926) Sinnesphysiologie und Nervensystem der Larve von Plumatella fungosa (Pall.). *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 31. Jahresversammlung.*

E. Marcus (1926) Beobachtungen und Versuche an lebenden Meeresbryozoen. *Zoologische Jahrbücher, Systematik, Band 52.*

St. J. Przyłecki (1926) La dégradation de l'acide urique chez les êtres vivants. 5. La répartition et la dégradation de l'acide urique chez les Invertébrés. *Archiv intern. Physiolog., Tome 27. Liège-Paris.*

W. Ulrich (1926) Über das Vorkommen der Victorella pavida und einiger anderer Bryozoen im Brackwasser des Rostocker Hafens. *Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung A, Band 5.*

G. G. Abricossoff (1927) To the knowledge of the fauna of the Bryozoa of the Caucasus. *Russische hydrobiologische Zeitschrift, Band 6.*

G. G. Abricossoff (1927) Über die Süßwasserbryozoen der USSR. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de l'URSS.*

L. Calvet (1927) Nouvelle contribution à l'histoire de faune des Bryozoaires de la Mediterranée occidentale. *Archives de zoologie expérimentale et générale, Tome 66.*

L. Calvet (1927) Bryozoaires de Monaco et environs. *Bulletin de l'Institut océanographique de Monaco, Nummer 503.*

A. B. Hastings (1927) Report on the Polyzoa. Cambridge Expedition to the Suez Canal 1924. *Transactions of the Zoological Society of London, Volume 22.*

H. E. Hurrell (1927) The Ecology of the Fresh-water-Polyzoa in East Anglia. *Journal of the Royal Microscopical Society.*

A. A. Levingstone (1927/28) Studies on Australian Bryozoa. *Proceedings of the Australian Museum, Volume 16.*

A. Meyer (1927) Über Cölombewimperung und cölomatische Kreislaufsysteme bei Wirbellosen ... *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 129.*

O. Nordgärd (1927) The Folden Fiord, Zoological, Hydrographical and Quarternary Geological Observations, Made in the Folden Fiord during the Summer of 1923. Bryozoa. *Tromsø Museums Skrifter, Volume 1, Part IX.*

N. Smedley (1927) Papers on Malayan aquatic biology. 2. Notes on the shore fauna of Morib, West Coast Malay Peninsula. *Journal of the Federated Malay States Museums, Volume 13.*

N. Borodin (1928) Notes on Pectinatella magnifica Leidy. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung Systematik, Band 54.*

H. Graupner (1929) Haltung und Aufzucht von Süßwasserbryozoen. *E. Abderhalden, Handbuch biologischer Arbeitsmethoden, Abteilung 9, Teil 2/II.*

C. J. Cori (1929) Kamptozoa, dritter Cladus der Vermes Amera. *Handbuch der Zoologie, herausgegeben von Thilo Krumbach, Zweiter Band. Berlin, Walter de Gruyter.*

A. B. Hastings (1929) Phylactolaematous Polyzoa from the »Pans« of the Transvaal. *Annals and Magazine of Natural History, Ser. 10, Volume 3.*

A. B. Hastings (1929) Notes on some little-known Phylactolaematous Polyzoa and a description of a new species from Tahiti. *Annals and Magazine of Natural History, Ser. 10, Volume 3.*

S. Rao (1929) Sponges and Polyzoa of the Indawgyi Lake, Burma. *Records of the Indian Museum, Volume 31.*

F. Borg (1930) On the Bryozoan Fauna of Skelderviken. *Arkiv för Zoologi. K. Svenska Vetenskapsakademien, Band 21.*

C. J. Cori (1930) Kamptozoa. *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Teil IV, a.*

H. Graupner (1930) Zur Kenntnis der feineren Anatomie der Bryozoen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band 136.*

S. F. Harmer (1930) Polyzoa. *Proceedings of the Linnean Society of London, Session 141, 1928/29.*

A. B. HASTINGS (1930) Cheilostomatous Polyzoa from the vicinity of the Panama Canal ... *Proceedings of the general Meetings for Scientific Business of the zoological Society of London, Part 4.*

E. MARCUS (1930) Bryozoa (Ectoprocta, Polyzoa). *C. Oppenheimer & L. Pincussen, Tabulae biologicae, Volume 6.*

F. BORG (1931) On some species of Membranipora. *Arkiv för Zoologi. K. Svenska Vetenskapsakademien, Band 22 A.*

E. O. ULRICH & R. RUEDEMANN (1931) Are the Graptolites Bryozoans? *Bulletin of the geological Society of America, Volume 42.*

G. G. ABRICOSSOFF (1932) Zur Fauna der Bryozoen des Laptev-Meeres. *Explorations des mers d'USSR, Fascicule 15:*

D. ATKINS (1932) The ciliary feeding mechanism of the Entoproct Polyzoa ... *Quarterly Journal of Microscopical Science, Volume 75, Part III.*

W. VON BUDDENBROCK (1932) Bryozoa ectoprocta. *Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Auflage, Band 2. Jena, Gustav Fischer.*

C. J. CORI (1932) Phoronidea. *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Teil VII, C_2.*

W. HASENBANK (1932) Bryozoa der Deutschen Tiefsee-Expedition. Teil 1. Wissenschaftliche Ergebnisse. Ergänzung. *Deutsche Tiefsee-Expedition »Valdivia« 1898—1899, Band 21. Jena.*

G. G. ABRICOSSOFF (1933) Die Bryozoen. II. Teil. Die Süßwasserbryozoen des arktischen Gebietes. *Fauna arctica, Band 6.*

F. BORG (1933) Über die geographische Verbreitung der innerhalb des arktischen Gebietes gefundenen marinen Bryozoen. *Archiv für Naturgeschichte, Neue Folge, Band 2.*

F. BORG (1933) A Revision of the recent Heteroporidae (Bryozoa). *Zoologiska Bidrag från Uppsala, Band 14.*

F. BORG (1933) Die Bryozoen. III. Teil: Die marinen Bryozoen (Stenolaemata und Gymnolaemata) des arktischen Gebietes. *Fauna arctica, Band 6.*

F. BORG (1933) On a supposed Species of Heteropora (Bryozoa). *Annals and Magazine of Natural History, Ser. 10, Volume 12.*

C. J. D. BROWN (1933) A limnological study of certain fresh-water Polyzoa with special reference to their statoblasts. *Transactions of the American Microscopical Society, Volume 52. Menasha, Wisc.*

C. J. CORI (1933) Brachiopoda. *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Teil VII, C_3.*

S. W. GEISER (1934) The Distribution of Pectinatella magnifica in the United States. *Field and Laboratory, Volume 2.*

E. MARCUS (1934) Über Lophopus crystallinus. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere, Band 58.*

M. D. ROGICK (1934) Additions to North American Fresh-Water Bryozoa. *Ohio Journal of Science, Volume 34.*

M. D. ROGICK (1934) Studies on Fresh-Water Bryozoa. I. The Occurrence of Lophopodella Carteri (Hyatt) 1866 in North America. *Transactions of the Microscopical Society, Volume 53.*

M. D. ROGICK (1935) Studies on Freshwater Bryozoa. *Transactions of the Microscopical Society, Volume 54.*

M. D. ROGICK (1935) Studies on Fresh-Water Bryozoa. III. The Development of Lophopodella carteri var. typica. *Ohio Journal of Science, Volume 53.*

L. SILÉN (1935) Bryozoa from the Skagerrack, with notes on the Genus Triticella Dalyell. *Arkiv för Zoologi, K. Svenska Vetenskapsakademien, Band 28 A.*

G. ABRICOSSOFF (1936) Über die geographische Verbreitung Lophopus cristallinus (Pall.) (Bryozoa, Phylactolaemata). *Archives du Musée zoologique du l'Université de Moskou, Band 3.* (*Russisch, deutsche Zusammenfassung*).

C. J. CORI (1936) Kamptozoa. *Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Vierter Band, 11. Abteilung, 4. Buch.*

E. MARCUS (1936) Sobre o Systema natural dos Bryozoarios. *Boletim Biologico, Volume 2, Nr. 4, Nova Ser.*

A. REMANE (1936) Monobryozoon ambulans n. g. n. sp., ein eigenartiges Bryozoon des Meeressandes. *Zoologischer Anzeiger, Nummer 113, 161, 167.*

E. RIES (1936) Fütterungsversuche bei Zoobotryon (Bryozoa). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie, Band 23.*

M. D. ROGICK (1936) Studies of Fresh-Water Bryozoa. IV. On the Variation of Statoblasts of Lophopodella Carteri. *Transactions of the American Microscopical Society, Volume 55.*

G. ABRICOSSOFF (1937) Über die geographische Verbreitung von Lophopus cristallinus Pall. *Archives du Musée zoologique du Moscou, Tome 3.* (*Russisch, deutsche Zusammenfassung.*)

G. Becker (1937) Untersuchungen über den Darm und die Verdauung von Kamptozoen, Bryozoen und Phoroniden. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere, Band 33.*

P. Brien & G. Huysmans (1937) La croissance et la bourgeonnement du stolon chez les Stolonifers (Bowerbankia Fabre). Evolution du stolon et de la zoecie chez les Bryozoaires. *Annales de la Société zoologique et malacologique de Belgique, Tome 68.*

C. J. Cori (1937) Phoronidea, 1. Ordnung der Tentaculata. *Handbuch der Zoologie, herausgegeben von Thilo Krumbach, Dritter Band zweite Hälfte.*

Th. Krumbach (1937) Grundzüge der Form und Formgeschichte der Vermes oligomera. Ein Versuch. *Handbuch der Zoologie, herausgegeben von Thilo Krumbach, Dritter Band, zweite Hälfte.*

E. Marcus (1937) Bryozoarios marinhos Brasileiros. I. *Boletins da Faculdade de Philosophia, Universidade de São Paulo I Zoologia, Nr. 1.*

M. D. Rogick (1937) Studies on Freshwater Bryozoa. VI. The finer Anatomy of Lophopodella Carteri var. typica. *Transactions of the American Microscopical Society, Volume 56.*

G. Bronstein (1938) Note sur la croissance résiduelle des fragments de Zoarium chez un bryozoaire Membranipora membranacea (L.). *Comptes rendus Société Biologique Paris, Tome 128.*

G. Bronstein (1938) Mécanisme de la formation du polypide chez Membranipora membranacea (L.) *Comptes rendus Académie Science Paris, Tome 207.*

G. Bronstein (1938) De la présence de muscles striés chez les Bryozoaires. *Bulletin de la Société zoologique de France, Paris, Tome 63.*

O. M. B. Bulman (1938) Graptolithina. *Handbuch der Palaeozoologie von O. H. Schindewolf, Band 2, D.*

E. Marcus (1938) Bryozoarios marinhos Brasileiros II. *Boletins da Faculdade de Philosophia Universidade de São Paulo, IV. Zoologia, Nr. 2.*

Y. Okada & S. Mawatari (1938) On the Collection of Bryozoa long the coast of Wakayama, ... *Annotationes zoologicae Japon., Volume 17.*

M. Rogick (1938) Studies on Fresh-water Bryozoa. VII. On the Viability of dried Statoblasts of Lophopodella carteri var. typica. *Transactions of the American Microscopical Society, Volume 57.*

L. Silén (1938) Zur Kenntnis des Polymorphismus der Bryozoen. Die Avicularien der Cheilostomata Anasca. *Zoologiska Bidrag från Uppsala, Band 17.*

L. W. Stach (1938) Observations on Carbasea indivisa Busk. *Proceedings of the zoological Society of London, Volume 108 (B) 3.*

L. W. Stach (1938) Colony-formation in Smittina papillifera MacGillivray. *Proceedings of the zoological Society of London, Volume 108 (B) 3.*

C. J. Cori (1939) Phoronidea. *H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, IV. Abteilung, 1. Buch, Teil 1.*

J. G. Helmke (1939) 2. Ordnung der Tentaculata: Brachiopoda. *Handbuch der Zoologie, herausgegeben von Thilo Krumbach, Dritter Band, zweite Hälfte. Berlin.*

St. Hiller (1939) The »socalled colonial nervous system« in Bryozoa. *Nature, London.*

K. E. Johansson (1939) Lamellisabella zachsi Uschakow, ein Vertreter einer neuen Tierklasse Pogonophora. *Zoologiska Bidrag från Uppsala, Band 18.*

M. Rogick (1939) Studies on Fresh-water Bryozoa. VIII. Larvae of Hyalinella punctata (Hancock) 1850. *Transactions of the American Microscopical Society, Volume 58.*

E. Voigt (1939) Über die Dornenspezialisation bei cheilostomen Bryozoen und die Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung. *Paläontologische Zeitschrift, Band 21. Berlin.*

F. Braem (1940) Über die Querstreifung im Pharynx der gymnolaemen Bryozoen und über den Bau des Munddarmes. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere, Band 36.*

A. Remane (1938) Ergänzende Mitteilungen über Monobryozoon ambulans A. Remane. *Kieler Meeresforschung, Band 2.*

F. Braem (1941) Victorella Sibogae Harmer. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere, Band 36.*

VIERTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Progoneata — Chilopoda — Insecta 1

1930. Quart. Mit 945 Figuren. XVI, 892 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 96.—, in Halbleder gebunden Rm. 105.—

VIERTER BAND · ZWEITE HÄLFTE · ERSTER TEIL

Insecta 2

1936. Quart. Mit 905 Figuren. XIV, 836 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 104.50, in Halbleder gebunden Rm. 114.—

VIERTER BAND · ZWEITE HÄLFTE · ZWEITER TEIL

Insecta 3

1938. Quart. Mit 935 Figuren. XVI, 1028 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 150.—, in Halbleder gebunden Rm. 160.—

FÜNFTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Solenogastres — Mollusca — Echinoderma

1. Lieferung: Bogen 1— 6 (S. 1— 96). 1925. Subskriptionspreis Rm. 10.—
2. Lieferung: Bogen 7—11 (S. 97—176). 1926. Subskriptionspreis Rm. 8.40
3. Lieferung: Bogen 12—16 (S. 177—256). 1926. Subskriptionspreis Rm. 8.—

FÜNFTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Tunicata

1. Lieferung: Bogen 1— 6 (S. 1— 96). 1933. Subskriptionspreis Rm. 12.—
2. Lieferung: Bogen 7—12 (S. 97—192). 1933. Subskriptionspreis Rm. 12.—
3. Lieferung: Bogen 13—17 (S. 193—272). 1934. Subskriptionspreis Rm. 10.—
4. Lieferung: Bogen 18—25 (S. 273—400). 1935. Subskriptionspreis Rm. 16.—
5. Lieferung: Bogen 26—34 (S. 401—544). 1935. Subskriptionspreis Rm. 18.—
6. Lieferung: Bogen 35—42 (S. 545—672). 1937. Subskriptionspreis Rm. 18.—
7. Lieferung: Bogen 43—48 (S. 673—768). 1939. Subskriptionspreis Rm. 16.—

SECHSTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Acrania (Cephalochorda) — Cyclostoma — Ichthya

1. Lieferung: Bogen 1— 7 (S. 1—112). 1929. Subskriptionspreis Rm. 12.—
2. Lieferung: Bogen 8—13 (S. 113—208). 1933. Subskriptionspreis Rm. 12.—
3. Lieferung: Bogen 14—21 (S. 209—336). 1933. Subskriptionspreis Rm. 16.—
4. Lieferung: Bogen 22—28 (S. 337—448). 1934. Subskriptionspreis Rm. 14.—
5. Lieferung: Bogen 29—35 (S. 449—560). 1935. Subskriptionspreis Rm. 14.—

SECHSTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Amphibia

1. Lieferung: Bogen 1— 7 (S. 1—112). 1930. Subskriptionspreis Rm. 15.—
2. Lieferung: Bogen 8—13 (S. 113—208). 1931. Subskriptionspreis Rm. 13.—
3. Lieferung: Bogen 1— 8 (S. 1*—128*). 1941. Subskriptionspreis Rm. 16.—
4. Lieferung: Bogen 9—16 (S. 129*—252*). 1941. Subskriptionspreis Rm. 16.—

SIEBENTER BAND · ERSTE HÄLFTE

Sauropsida: Allgemeines — Reptilia

1. Lieferung: Teil (2) Bogen 1— 8 (S. 1—128). 1931. Subskription Rm. 16.—
2. Lieferung: Teil (2) Bogen 9—14 (S. 129—224). 1932. Subskription Rm. 12.—
3. Lieferung: Teil (2) Bogen 15—20 (S. 225—320). 1937. Subskription Rm. 14.—

SIEBENTER BAND · ZWEITE HÄLFTE

Sauropsida: Aves

1934. Quart. Mit 944 Figuren. XI, 899 Seiten.
Subskriptionspreis geheftet Rm. 104.—, in Halbleder gebunden Rm. 114.—

Printed in Germany

Metzger & Wittig, Leipzig

